

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 56

3

МАРТ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЛЕНИНГРАД

1971

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

Е. Г. Бобров, П. А. Генкель, М. М. Голлербах, П. М. Жуковский, О. В. Заленский, Л. В. Кудряшев, Е. М. Лавренко (главный редактор), *Д. В. Лебедев, Г. Г. Левин* (секретарь), *С. Ю. Липшиц, Б. Н. Норин* (зам. главного редактора), *В. М. Понятовская, Т. А. Работнов* (зам. главного редактора), *В. И. Разумов, Л. Е. Родин, В. П. Савич, С. Я. Соколов*, *В. Б. Сочава, В. В. Суворов, А. Л. Тазтаджян, Б. А. Тихомиров, А. И. Толмачев, Н. В. Турбин, С. Н. Тюремнов, Ан. А. Федоров, М. С. Яковлев* (зам. главного редактора).

EDITORIAL BOARD

E. G. Bobrov, An. A. Fedorov, P. A. Henckel, M. M. Hollerbach, L. V. Kudryashov, E. M. Lavrenko (Editor-in-Chief), *D. V. Lebedev, H. G. Levin* (Secretary), *S. J. Lipschitz, B. N. Norin* (Associate Editor), *V. M. Poniatovskaja, T. A. Rabotnov* (Associate Editor), *V. I. Razumov, L. E. Rodin, V. P. Savicz, V. B. Soczava, S. Y. Sokolov*, *V. V. Suvorov, A. L. Takhtajan, B. A. Tikhomirov, S. N. Tiuremnov, A. I. Tolmatchev, N. V. Turbin, M. S. Yakovlev* (Associate Editor), *O. V. Zalensky, P. M. Zhukovsky*.

Адрес редакции Ботанического журнала:
Ленинград, 199164, Менделеевская лин., д. 1,
Ленинградское отделение издательства «Наука»

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *Г. А. Мошкина и Ф. Я. Петрова*

Сдано в набор 10/XII 1970 г. Подписано к печати 12/III 1971 г. Формат бумаги 70×108_{1/8}.
Бум. л. 4¹/₂. Печ. л. 8¹/₂+4 вкл. (1/2 печ. л.) = 12,60 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 14,32. Тип. зак. 1361.
М-27078. Тираж 2643.

УДК 581.3 : 582.772.2

М. М. Лодкина, А. И. Ляшук и М. Г. Николаева

АНАТОМИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ ЗАРОДЫША
ACER TATARICUM L. ПРИ СОЗРЕВАНИИ И В ПРОЦЕССЕ
СТРАТИФИКАЦИИ СЕМЯН

(К вопросу о механизме прорастания семян)

С 5 рисунками и 2 таблицами рисунков

195/14
M. M. LODKINA, A. I. LIASHUK, M. G. NIKOLAEVA.
STRUCTURAL CHANGES IN THE EMBRYO OF *ACER TATARICUM* L.
DURING THE RIPENING AND STRATIFICATION OF SEEDS (WITH
SPECIAL REFERENCE TO THE MECHANISM OF SEED GERMINATION)

В семенах клена татарского зародыш хорошо развит и имеет в гипокотиле своеобразные комплексы таблитчатых клеток. В период холодной стратификации, необходимой для прорастания семян, не наблюдается роста зародыша и деления клеток. В конце этого периода начинается быстрое удлинение оси зародыша за счет одновременного растяжения клеток указанных комплексов и прорастывание кончика корня сквозь покровы семени. После этого появляются митозы, характерные для периода прорастания. Комплексы клеток в гипокотиле и корне рассматриваются авторами как специальный механизм, способствующий прорастанию, который формируется у клена татарского еще во время созревания семян.

У большого числа видов главным образом древесных растений умеренной зоны наблюдается глубокий физиологический покой семян. Он определяется двойным механизмом торможения прорастания: покоем самого зародыша и пониженной газопроницаемостью покровов (Николаева, 1967). Для прорастания таких семян необходима длительная стратификация при пониженной или при переменной температуре (сначала в тепле, а затем на холоде).

Работ, посвященных изучению глубокого покоя семян, много, однако далеко еще не ясны причины, вызывающие его, и сущность действия низкой температуры. Для понимания природы покоя наряду с физиолого-биохимическими исследованиями очень важно изучение анатомо-морфологических изменений, происходящих в зародыше покоящихся семян в процессе стратификации. Некоторые авторы (Челядинова, 1957, и др.) утверждают, что зародыши покоящихся семян не способны к росту и стратификация необходима для того, чтобы они приобрели эту способность. Однако М. Г. Николаева (1967), опираясь на наблюдения различных авторов и собственные данные, показала, что зародыши покоящихся семян способны к росту, хотя и замедленному. Более того, по ее мнению, начало роста зародыша является необходимым условием эффективности холодной стратификации. Эта точка зрения получила убедительные доказательства в отношении различных видов, семена которых содержат не полностью развитый зародыш. Уровень, до которого должны вырасти и доразвиться зародыши для того, чтобы холодная стратификация была эффективна, различен у семян различных видов. Так, у представителей сем. *Magnoliaceae*, *Araliaceae*, *Ranunculaceae*, *Umbelliferae* и некоторых других достаточно, чтобы закончилось доразвитие зародыша и он достиг

величины, близкой к длине семени (Stokes, 1953; Грушвицкий, 1961; Иванова, 1969; Рысина, 1969, и др.). В большинстве случаев для этого требуется период теплой стратификации.

У некоторых видов лилейных, калины, пионов (Barton, 1939; Крокер, 1950; Заборовский и Варасова, 1961; Рысина, 1969) наблюдается так называемый эпикотильный покой. Им также необходим период теплой стратификации, во время которого в семенах не только происходит доразвитие зародыша, но они прорастают, образуя хорошо развитую корневую систему. Однако образование побега начинается только после пребывания таких проростков в условиях холодной стратификации.

К сожалению, в подавляющем большинстве работ, посвященных семенам с недоразвитым зародышем, содержатся лишь общие данные о морфологических изменениях доразвивающегося зародыша (размеры и внешний вид). Единственное анатомическое исследование зародышей покоящихся семян в процессе стратификации выполнено на бересклете *Euonymus europaea* L. (Лодкина, 1966; Lodkina, 1966). Его семена содержат крупный дифференцированный зародыш, который, однако, окружен мощным эндоспермом. Они характеризуются глубоким физиологическим покоем и для прорастания должны предварительно подвергнуться длительной стратификации при переменной температуре. По данным М. М. Лодкиной, в этот период начинается нелокализованный рост осевой части зародыша, что характеризует продолжение его эмбрионального развития, и только после периода холодной стратификации во время прорастания возникает зона клеточных делений в кончике корня.

Таким образом, у семян с недоразвитым зародышем периоду холодной стратификации предшествует рост зародыша, связанный с продолжением его развития. Важно выяснить, происходят ли в начале стратификации процессы роста зародыша или какие-либо иные анатомические изменения у семян с вполне развитым зародышем, имеющим почку и зародышевый корешок.

Некоторые авторы рассматривают стратификацию как процесс медленного прорастания (Попцов, 1954, и др.). Поэтому большой интерес представляет сравнение анатомо-морфологических изменений зародышей в период стратификации и во время прорастания семян различных видов.

Исходя из сказанного, было проведено изучение анатомо-морфологических изменений зародышей семян клена *Acer tataricum* L. во время стратификации. Семена этого вида характеризуются глубоким покоем, связанным с двойным механизмом торможения. Некоторая задержка прорастания связана, кроме того, с наличием околоплодника (Юдин, Полякова, 1966). Для преодоления их покоя требуется 3.5—4 месяца холодной стратификации при 0—3°. В отличие от упомянутых выше видов семена клена татарского содержат вполне развитый зародыш с редуцированным эндоспермом.

Краткие сведения о строении семени клена татарского ограничиваются работами В. Г. Юдина (1957) и Г. П. Белостокова (1962). Его семена заключены в плод-летучку, который при созревании распадается на два плодика. Околоплодник, по данным Юдина (1957), состоит из эпидермиса с утолщенными наружными стенками, мезокарпа, образованного несколькими рядами паренхимных клеток с сосудисто-волокнистыми пучками, и эндоскарпа, 4—5 рядов клеток которого одревесневают. Семя покрыто плотной кожурой, которая состоит из крупных клеток эпидермиса и нескольких слоев сдавленных клеток, за которыми следуют слои с более выраженной клеточной структурой. Внутренний эпидермис кожуры облитерирован. Характерным видовым признаком клена татарского является наличие в клетках эпидермиса кожуры слизи светло-коричневого цвета, дающей реакцию на дубильные вещества.

Анатомическое изучение зародыша семян клена татарского (урожай 1969 г., г. Пенза) проводилось нами в процессе холодной стратификации (при 0—3°) и во время теплой стратификации (при 18—20°). Пробы брались через 2—3 дня в течение первых двух недель стратификации,

а затем через каждые полмесяца. Зародыши освобождались от покровов и фиксировались смесью Навашина. Приготавливались микротомные срезы 12 мк толщиной. Они окрашивались гематоксилином по Гейденгейну, большей частью с дополнительной окраской лихтгрюном.

Зародыш зрелых семян состоит из осевой части (гипокотилия с почкой и зародышевого корешка) и хорошо развитых семядолей, почти сплошь заполненных запасными питательными веществами. Длина всей оси зародыша достигает 3,5—4 мм, длина зародышевого корешка около 0,5 мм. Почка имеет пару супротивных зачаточных листьев. Ширина конуса нарастания стебля колеблется от 6 до 8 клеток (55—66 мк), высота равна 5—6 клеткам (45—50 мк). Длина листьев около 190 мк.

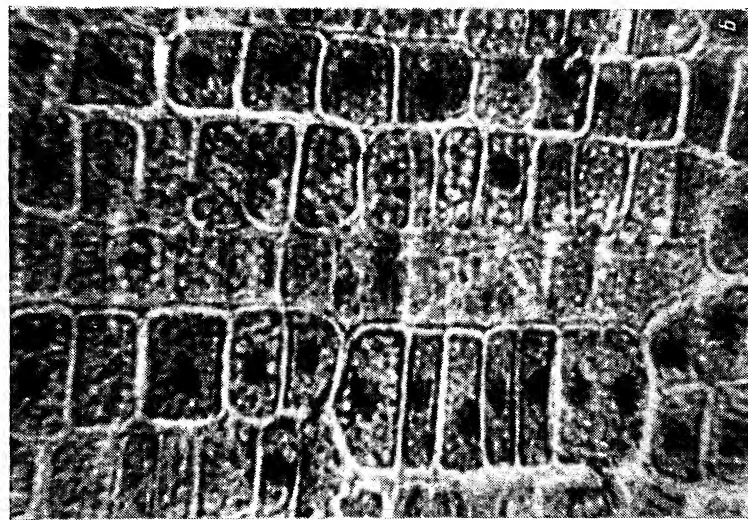
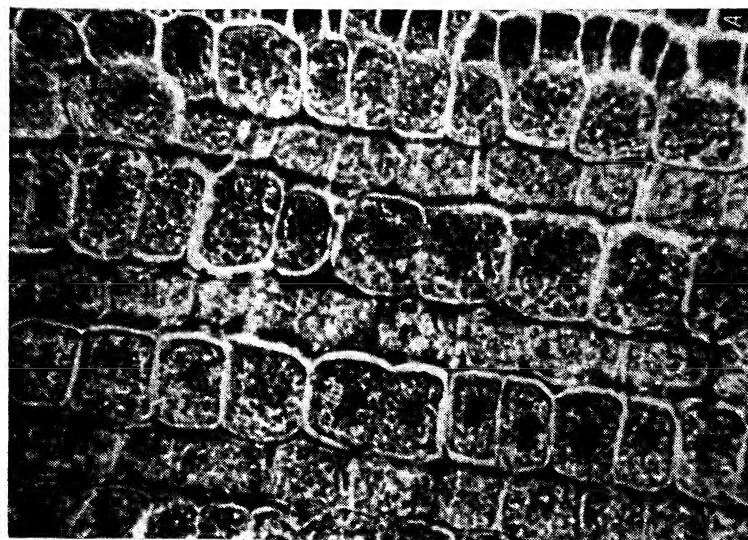
Семядоли крупные, овальной формы, со складчатым сложением. Средняя величина их 8×5 мм. В семядолях отчетливо дифференцированы однослойный эпидермис, один слой столбчатой паренхимы в довольно однородном, плотном мезофилле. Клетки мезофилла округло-многогранные с небольшими межклетниками. Они пронизаны сетью жилок, состоящих из ксилемной части прокамбия и из флоэмы с формирующимися лизигенными ходами. Ксилема еще не дифференцирована. В основании семядолей различается до 5 крупных жилок. След семядоли состоит из 2 пучков. Сосудистая меристема в семядолях более дифференцирована, чем в оси зародыша. Целесообразность такого опережения в дифференцировке заключается в том, что именно из семядолей, являющихся основным источником запасных веществ, происходит отток этих веществ во время стратификации и при прорастании.

Гипокотиль зародыша клена татарского слегка изогнут и имеет цилиндрическую форму, сужающуюся к концу. Его средняя ширина 700 мк. В нем хорошо различимы меристематические клетки эпидермиса, первичной коры и прокамбиального цилиндра. Эпидермис состоит из таблитчатых, плотно сомкнутых клеток, в базальной части гипокотилия слегка вытянутых в радиальном направлении. Под эпидермисом крупные клетки первичной коры, заполненные запасными веществами, составляют 8—10 продольных рядов. В гипокотиле зрелого семени (в коровой и сердцевинной частях) заметна группировка клеток в комплексы по 2, 4 и реже по 6 клеток в каждом (табл. I, B, B), при этом стенки, разделяющие комплексы, заметно толще клеточных стенок внутри комплексов.

Образование подобных комплексов описано М. М. Лодкиной (1966) у зародыша бересклета в процессе стратификации семян. По очертаниям комплексов и по различиям в толщине оболочек внутри комплекса можно судить о том, что они образовались в результате последовательных делений одной клетки, в плоскости, перпендикулярной длинной оси гипокотилия, и что рост клеток после каждого деления тормозится. Чтобы определить время возникновения комплексов клеток, производилось исследование зародышей клена на последних этапах созревания семян на материнском растении. Наличие комплексов было обнаружено в зародышах более чем за месяц до полного созревания семян (табл. I, A).

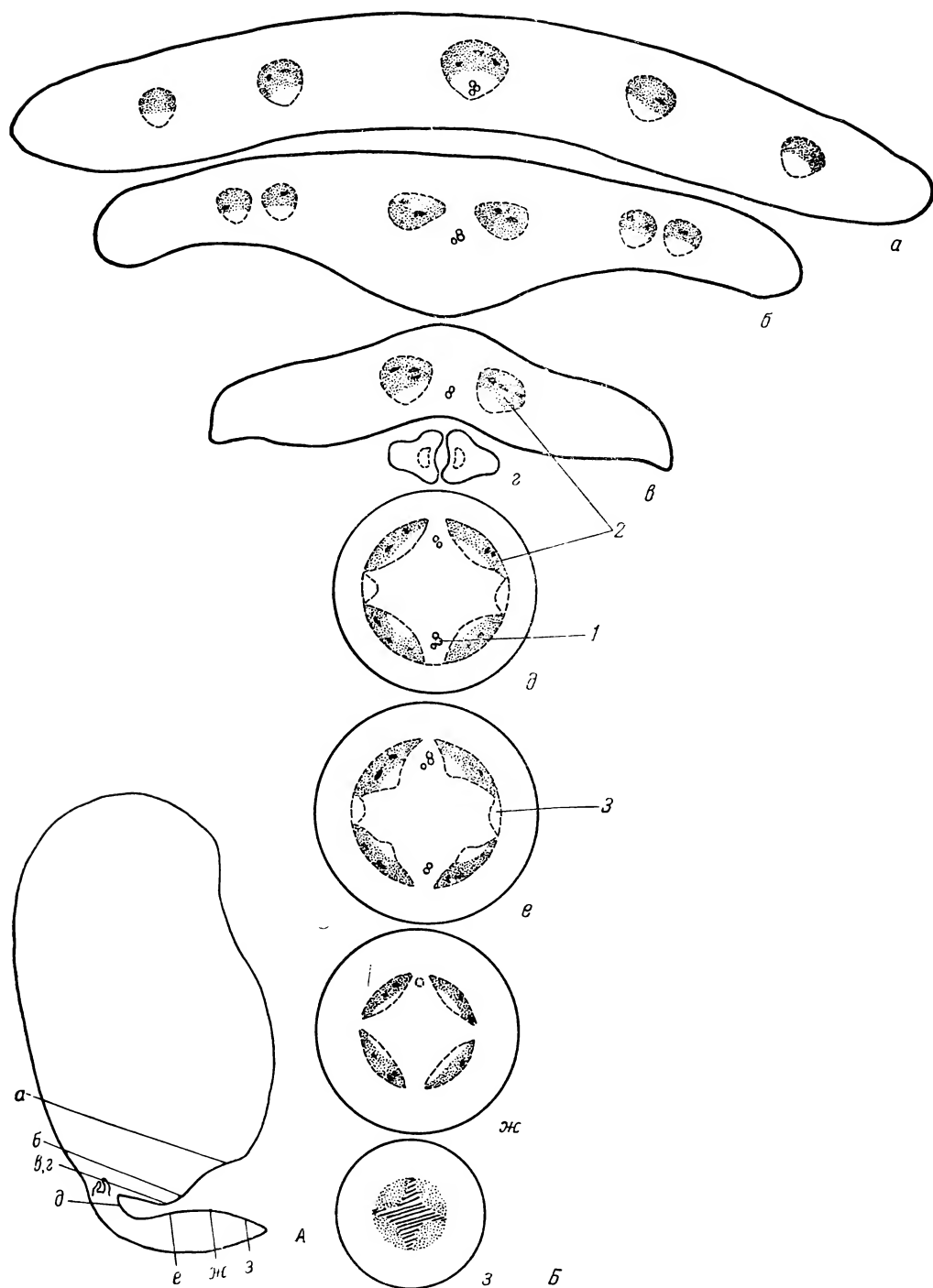
С первичной корой граничит центральный цилиндр. Перицикл состоит из тонкостенных паренхимных клеток. Под ним можно различить четыре проводящих пучка — следы семядолей. В верхней части гипокотилия эти пучки представлены ксилемной частью прокамбия и флоэмой. В области флоэмы в гипокотиле и в семядолях выделяются крупные клетки слизевых ходов. Такие же клетки наблюдаются у *Acer platanoides* L. (Кондратьева-Мельвиль, 1963). Между широкими пучками — следами семядолей — располагаются листовые следы, которые входят в гипокотиль в межсемядольной плоскости в виде двух прокамбиальных тяжей и вместе с семядольными следами окружают расположенную в центре сердцевину (рис. 1).

В зародышевом корне обнаруживается тетраρχная структура. Флоэма представлена тяжами, расположенными в периферической части центрального цилиндра под перициклом. Однако ближе к кончику корня клетки флоэмы в прокамбиальном тяже еще не дифференцированы. Кси-



Т а б л и ц а I

Комплексы таблитчатых клеток в гипокотиле зародыша *Acer tataricum*.
 А — незрелое семя; В — зрелое семя; В — семя в середине периода холодной стратификации.



Т а б л и ц а II

А — общий вид зародыша *Acer tataricum* после 3.5 месяцев холодной стратификации;
 Б — схема строения его проводящей системы на разных уровнях.

а—б — поперечные срезы семядоли (вторая семядоля не показана); в—г — основание семядоли и точка роста; д — гипокотиль на уровне семядольного узла; е и ж — средняя и нижняя части гипокотыля; з — корень. 1 — протоксилема; 2 — семядольный след; 3 — листовый след.

лемная часть на всем протяжении гипокотилия и корня представлена еще прокамбием. Центральное положение в корне занимает сердцевина. Она является продолжением сердцевины гипокотилия и стержневой зоны ко- нуса нарастания стебля, где поперечник ее составляет около 7—9 клеток. Несколько ниже семядольного узла сердцевина расширяется (число кле- ток достигает 14), а затем постепенно сужается в направлении кончика корня.

Таким образом, анатомическое исследование показывает, что в зре- лых семенах клена татарского содержится вполне развитый и довольно сильно дифференцированный зародыш.

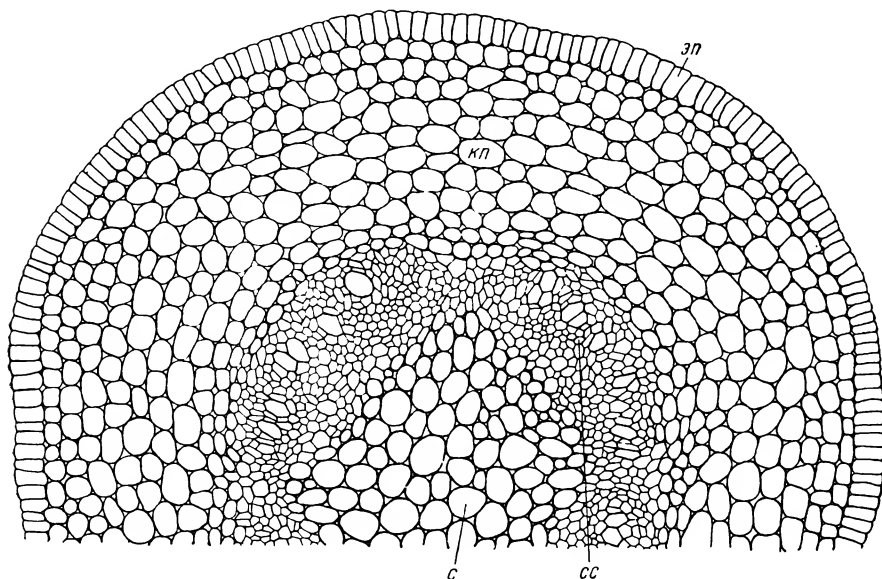


Рис. 1. Поперечный срез гипокотилия зрелого семени.

эп — эпидермис; кп — коровая паренхима; сс — семядольный след с крупными слизевыми ходами во флоэме; с — сердцевина.

В условиях теплой стратификации при 18—20°, не вызывающей нару- шения покоя семян клена татарского, никаких существенных изменений в зародыше не наблюдалось в течение всех 4 месяцев опыта. Только в конце этого срока можно было отметить некоторый расход запасных питательных веществ и начавшуюся вакуолизацию клеток в апикальной части оси зародыша.

В первые 2 месяца стратификации при 0—3° какие-либо морфологи- ческие изменения в зародышах также отсутствуют. Обращает на себя внимание лишь тот факт, что ядра в клетках эпидермиса гипокотилия ока- зываются прижатыми к внутренней стенке. Это перемещение ядер про- исходит в период набухания семян, а может быть, и вызвано этим процессом.

Первые видимые изменения появляются у зародышей семян клена татарского после 2.5—3 месяцев холодной стратификации. Прежде всего начинается расходование запасных питательных веществ в клетках пер- вичной коры гипокотилия. Вакуолизация клеток происходит преимущест- венно в апикальной и средней частях гипокотилия.

После 3.5 месяцев стратификации гипокотиль из изогнутого стано- вится более прямым, значительно увеличивается в длину и толщину, до- стигая 4000×825 мк (табл. II, А). К этому времени большая часть запасных веществ почти всех клеток гипокотилия уже израсходована. Появляются признаки начавшегося растяжения клеток и исчезают чет- кие очертания комплексов клеток.

Исследование серий поперечных срезов через основание семядолей, семядольный узел и гипокотиль показало, что у зародышей клена татарского после 3.5 месяцев стратификации наблюдается дифференциация ксилемы. Благодаря формированию протоксилемы и отчасти метаксилемы можно проследить ход проводящих элементов в системе семядоли—корень (табл. II, Б).

Из 5 крупных жилок в основании семядолей 2 боковые с каждой стороны сливаются между собой. У центральной жилки в области флоэмы образуется паренхимная прослойка, делящая ее на 2 части (рис. 2). Каждая из этих частей объединяется с двумя слившимися боковыми жилками. Протоксилема, дифференцировавшаяся в центральной жилке, сохраняет свое прежнее положение. Таким образом, семядольный след состоит из двух проводящих коллатеральных пучков и протоксилемы, которая прослеживается между ними от основания семядоли до средней части гипокотыля (табл. II, Б, в, д, е).

В ходе дифференциации меристемы центрального цилиндра положение протоксилемы по мере приближения к корню изменяется от эндархного к экзархному. В корне протоксилема распознается лишь при прорастании. Дифференциация сосудов, происходящая в жилках семядолей и в семядольных следах в это время, распространяется несколько ниже семядольного узла. Протоксилема в каждом пучке гипокотыля занимает более глубокое положение, образуя выступы в середину оси зародыша. На протяжении следов встречаются членики сосудов, еще сохранившие протопласт, что говорит о прерывистом характере дифференциации ксилемы вдоль прокамбиального тяжа.

В силу слабого развития почки листовые следы остаются в этот период стратификации еще в состоянии прокамбиальных тяжей.

После 4 месяцев холодной стратификации длина оси гипокотыля благодаря продолжающемуся растяжению клеток достигает примерно 5 мм, и кончик корня проклевывается сквозь покровы. В это же время в апикальной части первичной коры корня и в прокамбиальном цилиндре наблюдаются первые, пока еще редкие митозы. Новых комплексов клеток при этом не образуется, так как деление клеток сопровождается их нормальным ростом. Старые комплексы выявляются лишь кое-где в апикальной части гипокотыля. Единичные митозы обнаруживаются в зачаточных листьях почки. К четырем месяцам стратификации эти листья увеличиваются в размере, достигая 290 мк.

Особо следует остановиться на значении указанных выше комплексов клеток вообще и в зародыше во время стратификации, в частности, а также на морфологическом выражении процесса прорастания, что уже кратко обсуждалось одним из авторов в сообщении о развитии зародыша *Euonymus europaea* L. (Людкина, 1966).

Группировка клеток, связанных общим происхождением в комплексы, у которых внешние стенки толще, чем внутренние, стала привлекать к себе в последние годы все больше внимания. Теперь исследователи, как правило, не ограничиваются констатацией присутствия комплексов клеток и их использованием для выявления инициалей в апексе корня, но используют это явление при изучении ритма деятельности меристемы корня и факторов, управляющих делением и растяжением клеток.

Свойство клеток образовывать комплексы наиболее ярко выражено в растущем корне. Именно эти комплексы, имеющие вид более или менее длинных рядов клеток, привлекали внимание исследователей (Sachs, 1874, 1878; Giesenhagen, 1905; Wagner, 1938, 1939; Clowes, 1961, 1964; F. Kadej, 1963; A. R. Kadej, 1966; Němec, 1966; González-Fernández и др., 1968; Gavaudan, Chazelas, 1969). Однако образование групп клеток можно встретить и в других растущих частях растения. Болл (Ball, 1949) описал комплексы клеток в тунике и корпусе точки роста побега люпина. В наших исследованиях бересклета и клена впервые было обращено внимание на комплексы клеток в гипокотиле зародыша. При этом у бересклета, кроме линейных комплексов в эпидермисе, коре и сердцевине

зародыша, наблюдались группы из 4 или 8 клеток, расположенных в 2 или 4 ряда в камбиальном тяже (Лодкина, 1966). В развивающихся зачатках первых листьев бересклета в период стратификации семян были отмечены комплексы, составляющие довольно обширные участки ткани — до 15 клеток (рис. 3). Подобно комплексам в точке роста люпина (рис. 4, см. вкл. в конце номера), они не имеют правильной геометрической формы и представляют пример «объемного роста» (Эсау, 1969).

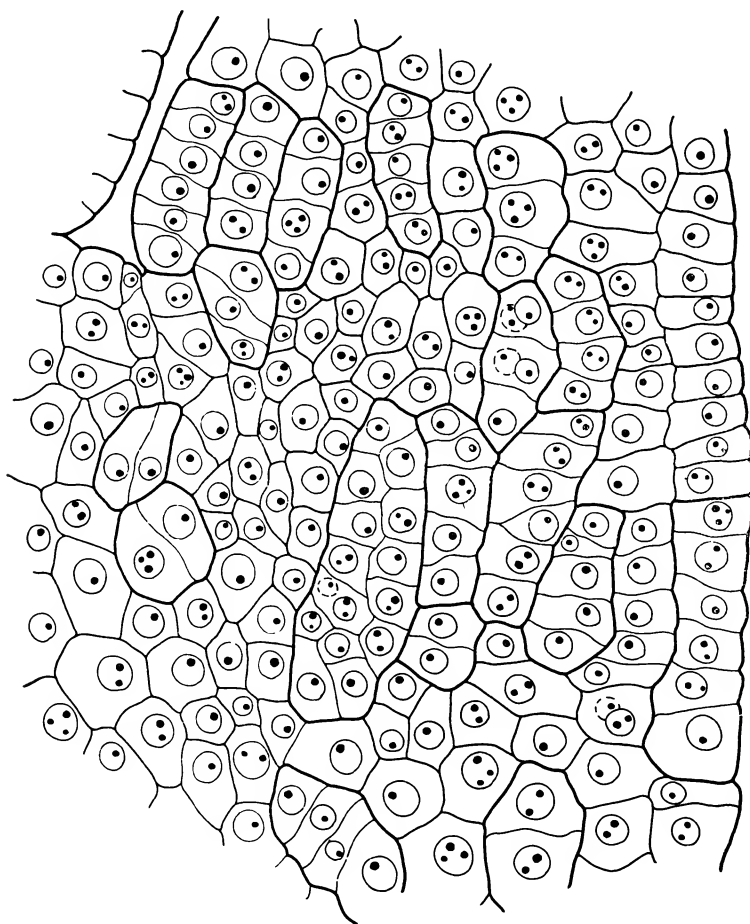


Рис. 3. Комплексы клеток в основании зачатка листа зародыша *Euphytis eugoraea* L. во время стратификации семян.

Клеточные группы в камбиальной зоне сосны при образовании флоэмы и ксилемы описал Махмуд (Mahmood, 1968). Образование линейных группировок хорошо известно для стержневой меристемы побега, расположенной ниже апикальной меристемы и образующей сердцевину стебля. Об этом свидетельствуют, например, фотографии 17 и 19 в «Анатомии растений» Эсау (1969). В генеративных меристемах также можно наблюдать образование комплексов, например в развивающемся пыльнике *Gentiana lutea* L. (по наблюдениям Лодкиной, рис. 5). Однако существование комплексов клеток мало обсуждается в литературе, и нередко об их наличии можно судить лишь по фотографиям, приводимым в работах; например, их можно обнаружить в процессе разрастания рецептакулы цветка при образовании нижней завязи у агавы (Mogensen, 1969) или у розоцветных (Sterling, 1966) при образовании тычиночной трубки у кактуса (Boke, 1968).

Таким образом, формирование комплексов клеток, связанных общим происхождением, довольно широко распространенное явление, не ограниченное только корнем.¹

Материалы, полученные на корнях, привели исследователей к убеждению, что образование линейных рядов клеток возникает в результате их деления в плоскости, перпендикулярной длинной оси цилиндрического органа (колончатая меристема по Эсау). Однако наблюдения, сделанные на других органах, показали, что деления клеток могут происходить

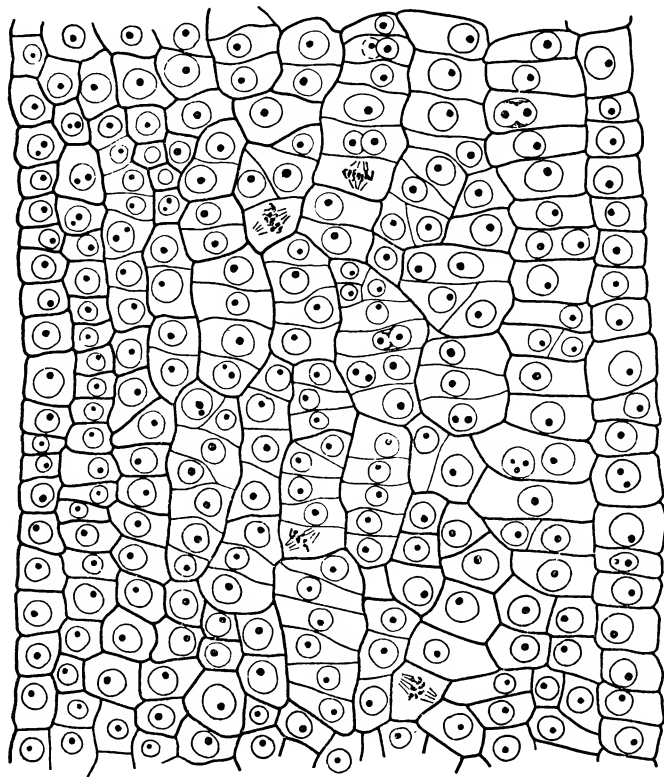


Рис. 5. Комплексы клеток в тапетуме развивающейся тычинки *Gentiana lutea* L.

в иных направлениях, совершаясь в плоскости, перпендикулярной направлению интенсивного роста. Так, при быстром растяжении органа в ширину (подобно тому, как это происходит при развитии шаровидного стебля кактуса) ряды в стержневой меристеме располагаются не в продольном, а в поперечном направлении.

Образование линейных комплексов рассматривается Шюэпом в книге, посвященной меристеме (Schüep, 1966). Это явление он рассматривает в связи с классификацией форм роста меристемы и относит к той категории роста, когда деление клеток происходит в одной и той же плоскости (Rippenmeristem). Им отмечена особенность деления клеток при таком способе роста: веретено располагается не в направлении большего поперечника клетки, как в большинстве других случаев, а по короткой оси клетки.

¹ В литературе, посвященной апикальным меристемам побега, можно встретить выражения: «генетические ряды клеток» и «cell lineage», относящиеся к комплексам клеток, связанных общим происхождением. Однако при этом обычно отсутствуют указания на различия в толщине клеточных стенок. В этих случаях, по-видимому, имеется в виду лишь расположение клеток короткими линейными сериями, возникшими в результате нескольких делений, следовавших друг за другом в одной и той же плоскости.

Совсем недавно Гаводан и Шазела (Gavaudan, Chazelas, 1969), изучая клеточные комплексы фасоли, нашли возможным рассматривать их как структуры, промежуточные между клеткой и тканью, и предложили называть их «полицитами». Они считают, что это понятие можно распространить и на клетки вегетативного апекса побега. Самое интересное в их работе — это обнаружение большой степени синхронности деления клеток в пределах комплекса. Только этим, по их мнению, можно объяснить частую встречаемость комплексов, состоящих из 2, 4, 8, 16 клеток и т. д., что соответствует первым ступеням прогрессии 2^n .

Как показали наши исследования, образование клеточных комплексов в зародышах бересклета и клена имеет ряд отличительных черт. Эти черты позволяют дополнить представление о сущности этого явления, которое сложилось на основании литературных данных. В связи с этим можно отметить некоторые свойства клеточных комплексов. Во-первых, образование комплексов не связано непосредственно с деятельностью апикальных меристем; так, при всем сходстве с известными по описаниям комплексами корня и побега первые комплексы гипокотыля у бересклета и клена образуются во время развития зародыша до того, как оформился и начал функционировать апекс корня. Это именно тот рост, который происходит в промеристеме нижней части оси зародыша «за точкой роста, еще не образующей никаких новых клеток» (Guttenberg, 1947). В наибольшей мере это относится к бересклету, в зрелых семенах которого зародыш еще не имеет корня и эпикотыля, а лишь слабо развитые апексы на обоих полюсах. К тому же образование клеток в гипокотыле и возникновение из них комплексов разделено во времени (комплексы отсутствуют в зародыше зрелых семян бересклета и появляются при прохождении теплого этапа стратификации). Во-вторых, комплексы клеток — временные образования. Например, при прорастании семян и последующем росте корня зародыша бересклета и клена комплексы уже неразличимы, так как все клеточные стенки становятся одинаковыми по толщине. В-третьих, комплексы клеток могут образоваться не только в результате делений в одном направлении (по типу Rippenmeristem Шюэпа или колончатой меристемы по Эсау), но и в двух направлениях — в прокамбиальном тяже, и в разных направлениях (тип Blockmeristem или меристема массы) — в апексе побега и в зачатке листа. Судя по расположению крупных комплексов у основания зачатка листа в зародыше бересклета (рис. 3) и в апексе побега люпина (рис. 4), можно с большой долей уверенности сказать, что составляющие их клетки в дальнейшем могут участвовать в построении разных тканей. В таком случае «полицит» нельзя рассматривать как элемент или ступень образования одной постоянной ткани. Более справедливым нам представляется мнение Болла, считающего, что выполнение той или иной функции клетками, входящими в состав комплекса, будет зависеть от их окончательного местоположения. Наконец, в-четвертых, поведение клеток в комплексах, по-видимому, отклоняется от установленного для меристематических клеток принципа, согласно которому очередное деление должно происходить лишь после восстановления определенного для меристемы ядерноплазменного отношения, нарушенного предшествовавшим делением.

Клеточные комплексы имеют важное индикационное значение, фиксируя генеалогию клеточных популяций и последовательность клеточных делений во времени и пространстве. Именно благодаря этим комплексам удалось выяснить, что во время стратификации семян бересклета происходит рост зародыша, носящий еще эмбриональный характер, а не прорастание (Лодкина, 1966; Lodkina, 1966). С их помощью анализируется деятельность апекса корня и побега. Наконец, очень велико значение комплексов для решения ряда вопросов цитологии и физиологии. Так выяснилось, что не только в эксперименте, но и в естественных условиях деление и растяжение клеток — независимые друг от друга явления. Они могут осуществляться с большим разрывом во времени (Haber, Luipold,

1960; Foard a. Haber, 1966; Лодкина, 1966). Сравнение числа клеток, входящих в состав комплексов той или иной ткани, говорит о разной потенциальной возможности клеток к делениям. Одни способны дать 4—5 серий делений (образуются 16—32 клетки), а другие только 2—3 серии (4—8 клеток). После этого деления прекращаются, что наблюдается в некоторых тканях корня, или до возникновения новых делений должно пройти длительное время, в течение которого клеточные оболочки успевают выравняться по толщине. Можно не сомневаться в том, что каждая клетка, входящая в комплекс в точке роста люпина, оказавшись в зоне стержневой меристемы, будет многократно делиться в одном направлении, образуя продольные ряды дочерних клеток, а возможно и новые комплексы.

Как уже указывалось, у некоторых растений обнаруживается более или менее полная синхронность делений клеток внутри комплексов. Это обычно происходит при интенсивном росте корня. Наличие синхронности свидетельствует не только об одновременном вступлении в деление клеток, входящих в комплекс, но и об одинаковой продолжительности их клеточных циклов, т. е. об определенном ритме делений. При медленном росте органа значительно удлиняется интерфаза; при росте зародыша бересклета в период стратификации семян чаще других встречаются группы клеток (4 или 8) с завершенными сериями делений, что подтверждает наличие синхронности. Однако нами не было обнаружено ни одного комплекса, в котором все клетки находились бы в состоянии деления (больше двух митотических фигур одновременно не было зарегистрировано). Это говорит о том, что длительность интерфазы в период стратификации не только увеличивается, но и сильнее варьирует и что продолжительность митоза относительно небольшая.

Чтобы оценить значение комплексов, необходимо подчеркнуть следующее.

Образование комплексов клеток, связанных общим происхождением, может служить наглядной иллюстрацией того, что рост растения или его частей происходит не только путем образования новых клеток за счет деятельности апикальных меристем, но и посредством последующего их размножения за пределами апекса с образованием комплексов. Это особенно отчетливо проявляется благодаря тому, что первичная оболочка таких клеток, окружающая комплексы, долгое время отличается своей толщиной и способностью более интенсивно окрашиваться от клеточных стенок, возникших позднее в результате последующих делений, более тонких и красящихся слабее. Однако это явление может отсутствовать у ряда растений, а там, где оно имеется, носит временный характер. В этих случаях клетки за пределами апикальной зоны меристемы тоже претерпевают серию делений, но процесс делений не имеет столь упорядоченного характера, как при образовании комплексов. Непостоянство образования комплексов лишний раз подчеркивает, что не следует переоценивать их значение и придавать им слишком большой морфогенетический смысл. Предложение французских авторов применить к ним понятие «полицит», подразумевая под ним морфологическое звено между клеткой и тканью, отражает тенденцию к такой переоценке.

Но все же физиологическое значение комплексов очень велико. Прежде всего можно с уверенностью сказать, что свойство образовывать линейные комплексы клеток с ограниченным ростом довольно широко распространено; в описанном нами случае оно усиливается и становится основой специального механизма, способствующего прорастанию. Подобно сжатой пружине этот механизм включает в себе скрытую силу — возможность одновременного растяжения сразу многих клеток. Реализация этой возможности обеспечивает быстрое удлинение hypocotyle и прорастание корня сквозь покровы семян, т. е. прорастание. При продвижении растущего корня в почве также требуется сила для преодоления сопротивления. Поэтому неудивительно, что образование комплексов больше выражено в корне и hypocotyle.

Рассмотрим теперь значение клеточных комплексов в зародышах клена татарского при подготовке к прорастанию. В то время как в зрелых семенах бересклета европейского эти комплексы отсутствуют и появляются только в конце периода теплой стратификации (Лодкина, 1966; Lodkina, 1966), у клена татарского они наблюдаются уже в зародышах зрелых семян. Возникновение этих комплексов происходит у клена еще во время созревания семян на материнском растении и, таким образом, включено в «программу» эмбрионального развития. Тем не менее их образование следует рассматривать как подготовку к последующему энергичному росту гипокотили и корня.

Полученные нами данные позволяют ответить на вопросы, которые были поставлены перед этой работой. Первый из них — наблюдается ли в начале стратификации семян клена татарского рост зародыша? Многократно взятые пробы не позволили уловить никаких анатомо-морфологических изменений. Нет сомнений, что стратификация семян как по своей природе, так и по экологическому значению во многом сходна с процессом яровизации. Установленный нами факт — отсутствие видимых признаков роста зародыша в семенах клена татарского в течение большей части периода холодной стратификации — подчеркивает это сходство. Вопреки установившемуся взгляду на то, что яровизации должен предшествовать видимый рост зародыша, у некоторых озимых злаков семена могут проходить процессы яровизации под воздействием низких температур также без морфологических изменений, связанных с ростом (Разумов и др., 1948; Гриф, 1958). По-видимому, эти необходимые для прохождения холодной стратификации (и яровизации) подготовительные ростовые процессы у клена татарского (и некоторых других растений) ограничиваются только начальными физиологическими фазами, а именно активацией ферментов. Первые существенные анатомические изменения мы наблюдали только после 3.5 месяцев пребывания семян на холоде, когда они уже почти полностью прошли стратификацию. Начало растяжения клеток и появление редких митозов, по-видимому, следует рассматривать как начало прорастания.

В связи с этим представляет интерес обсудить второй поставленный нами вопрос — с чего начинается прорастание семян вообще и покоящихся семян, в частности. Данных по этому вопросу пока мало. Помимо обсуждавшихся ранее работ (Лодкина, 1966; Lodkina, 1966) можно назвать еще несколько известных нам исследований, в которых изучались последовательность, темпы делений и растяжение клеток в зародыше (Пухальская, 1949; Богданов, Иорданский, 1964; Klein, Ben-Shaul, 1966; Vallade, 1966; Tainfer, 1967; Rickson, 1968). Однако полной ясности в этом вопросе нет.

На основании этих немногих литературных данных и наших исследований можно пока высказать следующие соображения. Хотя у некоторых видов растений, имеющих в зрелом семени более или менее развитый зародыш, митозы наблюдаются задолго до прорастания, они не могут рассматриваться как его начало. Чаще это лишь подготовка к прорастанию, или явление, сопутствующее другим подготовительным к прорастанию процессам. Эти митозы рассеяны по длине оси зародыша, хотя и преобладают в его нижней части. Митозы же, характерные для прорастания, сосредоточенные вблизи кончика корня, стимулируются самим прорастанием, которое большей частью начинается с растяжения клеток, что вызывает удлинение гипокотили (или оси, состоящей из гипокотили и корня) и проклевывание кончика корня сквозь покровы семени; интенсивность растяжения постепенно смещается в направлении кончика корня (Spurný, 1965). После этого вблизи точки роста корня начинается активная митотическая деятельность.

То, что митозы, обнаруживаемые до прорастания, могут быть не связаны с ним непосредственно, подтверждается экспериментальными данными. Так, при длительной теплой стратификации семян бересклета европейского (Лодкина, 1966) и во время продолжительного хранения семян

салата при температуре выше оптимальной и в отсутствие света (Foard, Haber, 1966), т. е. в условиях, неблагоприятных для прорастания, наблюдаются митозы, однако они не приводят к прорастанию.

Итак, у клена татарского комплексы клеток образуются в зародыше, когда семена еще находятся на материнском растении, а у бересклета европейского они возникают во время стратификации семян. У клена татарского зародыш в зрелых семенах больше развит — он имеет корень и апекс побега с двумя зачаточными листьями; в то же время у зародыша зрелых семян бересклета европейского не сформированы ни корень, ни эпикотиль. Однако неясно, имеется ли связь между степенью развития зародыша в семенах и образованием комплексов клеток в его оси. Этот вопрос может быть решен только на основе сравнительного изучения других видов растений.

Выводы

1. Величина и степень дифференциации органов зародыша клена татарского свидетельствуют о том, что в зрелых семенах он уже вполне развит. Характерной чертой его являются комплексы таблитчатых клеток, которые формируются в процессе созревания семян на материнском растении.

2. В течение большей части периода холодной стратификации в зародыше клена не наблюдается ни делений, ни растяжения клеток. В середине периода стратификации в гипокотиле начинается постепенное расходование запасных веществ. За две недели до прорастания, когда семена уже выходят из состояния покоя, в средней зоне гипокотиля начинается энергичное растяжение таблитчатых клеток, образующих комплексы. Благодаря этому обеспечивается быстрое удлинение оси зародыша и прорастание корешка. Митозы появляются позднее, перед самым прорастанием.

3. Полученные данные показывают, что у клена татарского подготовительные процессы, необходимые для прохождения стратификации, вероятно, ограничиваются активацией ферментов и не связаны с видимыми процессами роста. Отсутствие морфологических изменений в течение большей части периода стратификации говорит о том, что изменения во время стратификации вряд ли можно рассматривать как процесс медленного прорастания.

4. Образование комплексов клеток с заторможенным ростом наблюдается в различных органах и тканях многих растений, но наиболее характерно для гипокотиля и корня. Нет сомнений, что у последних такие комплексы имеют большое значение, так как составляют основу своеобразного механизма прорастания. Они возникают у разных видов растений на различных этапах жизни зародыша.

Авторы приносят сердечную благодарность за ценные советы М. Ф. Даниловой.

ЛИТЕРАТУРА

- Белостоков Г. П. (1962). О строении семян некоторых древесных пород. Бот. журн., 47, 11. — Богданов Ю. Ф., А. Б. Иорданский. (1964). Радиоавтографическое исследование ядер корневой меристемы прорастающих семян гороха с применением тимидина. Журн. общ. биол., 25, 5. — Гриф В. Г. (1958). Исследование процессов роста при яровизации отрицательными температурами. Физиол. раст., 5, 6. — Грушвицкий И. В. (1961). Роль недоразвития зародыша в эволюции цветковых растений. — Заборовский Е. П. и Н. Н. Варасова. (1961). О прорастании семян калины и гордовины. Бот. журн., 46, 8. — Иванова И. А. (1969). О биологии прорастания семян пионов. Бюлл. Гл. бот. сада АН СССР, 74. — Кондратьева-Мельвиль Е. А. (1963). Развитие структуры проростка клена *Acer platanoides* L. Бот. журн., 48, 2. — Крокер В. (1950). Рост растений. — Лодкина М. М. (1966). Развитие зародыша бересклета европейского (*Euonymus europaea* L.) в период стратификации семян. Бот. журн., 51, 5. — Николаева М. Г. (1967). Физиология глубокого покоя семян. — Попцов А. В. (1954). К вопросу о сущности стратификации. Бюлл. Гл. бот. сада АН СССР, 19. — Пухальская Е. Г. (1949). О локализации первых митозов в меристеме корешков у высших растений. ДАН СССР, 68, 5. — Разумов В. И., Н. Д. Феофанова, Т. В. Олей-

никова. (1948). Яровизация озимых злаков при отрицательных температурах. ДАН СССР, 60, 4. — Рысьина Г. П. (1969). О прорастании семян и развитии всходов у некоторых лютиковых. Бюлл. Гл. бот. сада АН СССР, 74. — Челябинова А. И. (1957). Приспособительное значение периода покоя у семян древесных растений. Агробиология, 2. — Эсау Е. (1969). Анатомия растений. — Юдин В. Г. (1957). Анатомо-морфологические особенности развития плодов некоторых видов клена. Бот. журн., 42, 2. — Юдин В. Г., Е. Н. Полякова. (1966). Значение покровов и температурных условий в прорастании зародышей клена. Тр. БИН АН СССР, сер. 4, 18. — Ball E. (1949). The shoot apex and normal plant of *Lupinus albus* L. basis for experimental morphology. Amer. Journ. Bot., 36, 6. — Barton L. V. (1939). Experiments at Boyce Thomson institute on germination and dormancy in seeds. Sci. Hortic., 7. — Boke N. H. (1968). Structure and development of the flower and fruit of *Pereskia diaz-romeroana*. Amer. Journ. Bot., 55, 10. — Clowes F. A. L. (1961). Apical meristems. — Clowes F. A. L. (1964). Segmentation patterns in root apices. Acta Soc. Bot. Polon., 33, 2. — Foard D. E. a. A. H. Haber. (1966). Mitoses in thermodormant lettuce seeds with reference to histological location, localized expansion and seed storage. Planta, 71, 2. — Gawaudan P., S. Chazelas. (1969). Groupes et files cellulaires éléments de construction intermédiaires entre les cellules et les tissus dans l'organogénèse végétale. C. R. Soc. Biol., 163, 3. — Giesenhagen K. (1905). Studien über die Zellteilung im Pflanzenreich. — González-Fernández A., J. F. López-Sáez, P. Moreno, G. Giménez-Martin. (1968). A model for dynamics of cell division cycle in onion roots. Protoplasma, 65. — Guttenberg H. (1947). Studien über die Entwicklung des Wurzelvegetationspunktes der Dikotyledonen. Planta, 35, 3—4. — Haber A. H., H. I. Luipold. (1960). Separation of mechanisms initiating cell division and cell expansion in lettuce seed germination. Plant Physiol., 35, 2. — Kadej A. R. (1966). Organization and development of apical root meristem in *Elodea canadensis* (Rich.). Casp. and *Elodea densa* (Planck) Casp. Acta Soc. Bot. Polon. 35, 1. — Kadej F. (1963). Interpretation of the pattern of the cell arrangement in the root apical meristem of *Cyperus gracilis* L. var. *alternifolius*. Acta Soc. Bot. Polon., 32, 2. — Klein S., J. Ben-Shaul. (1966). Changes in cell fine structure of lima bean axes during early germination. Canad. Journ. Bot., 44, 3. — Lodkina M. (1966). Histological studies of the meristem of the *Euonymus europaea* L. embryo during the period of stratification of seeds. Proc. Symp. Praha-Nitra. 1964. — Mahmood A. (1968). Cell grouping and primary wall generation in the cambial zone, xylem and phloem in *Pinus*. Austral. Journ. Bot., 16, 2. — Mogenssen U. L. (1969). Floral ontogeny and an interpretation of the inferior ovary in *Agave parryi*. Canad. Journ. Bot. 47, 3. — Němec B. (1966). Der Frequenz der Zellteilungen in der Wurzelspitze von *Phaseolus vulgaris nanus*. Biol. Plantarum, 8, 1. — Rickson F. R. (1968). Anatomy histochemistry and fine structure of the germinating embryo of *Paulownia tomentosa*. Amer. Journ. Bot., 55, 3. — Sachs J. (1874). Traité de botanique. — Sachs J. (1878) Über die Anordnung der Zellen in jüngsten Pflanzenteilen. Würzb. Arb., 2. — Schiepp O. (1966). Meristeme. — Spurný M. (1965). A film study of growth activity of hypocotyl in the early phases of the germinating pea seed (*Pisum sativum* L.). Biol. Plantarum, 7, 5. — Sterling C. (1966). Comparative morphology of the carpel in the *Rosaceae*. VIII. *Spiraeoideae: Holodisceae, Neillieae, Spiraeaceae, Ulmarieae*. Amer. Journ. Bot., 53, 6. — Stokes P. (1953). A physiological study of embryo development in *Heracleum sphondylium* L. III. The effect of temperature on metabolism. Ann. Bot., 17, 65. — Tainfer F. H. (1967). The histology of germinating embryo of the eastern dwarfmistletoe (*Arceuthobium pusillum* Peck). Journ. Minn. Acad. Sci., 34, 2. — Vallad J. (1966). L'évolution de l'embryon d'*Elaeis guineensis* Jacq. au cours de la germination. C. R. Acad. Sci. Paris, 262, 9. — Wagner N. (1938). Wachstum und Teilung der Meristemzellen in Wurzelspitzen. Planta, 27, 4. — Wagner N. (1939). Über die Entwicklungsmechanik der Wurzelhaube und des Wurzelrippenmeristems. Planta, 30.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 14 IX 1970).

SUMMARY

Acer tataricum seeds have a fully developed embryo. In the course of seed ripening peculiar complexes of plate-like cells develop in the hypocotyl of these seeds.

No growth of the embryo or cell division are observed throughout the period of cold stratification of seeds. The growth of the maple embryo begins only by the end of the stratification at the expense of the simultaneous cell expansion in the complexes. Such expansion ensures the rapid elongation of the embryo axis and the protrusion of the radicle. Rare mitoses appear only just before the germination. Mitoses typical of the germination appear only after the protrusion of the radicle tip through the seed covers, i. e. they are stimulated by the germination itself. The complexes of plate-like cells in the hypocotyl are regarded as one of special mechanisms promoting germination of seeds. A survey of the data on the formation of cell complexes available in the literature is presented and the significance of this phenomenon is discussed.

УДК 621.385.833 : 581.3 : 582.998

А. Е. Васильев и М. А. Плиско

**ЭЛЕКТРОННОМИКРОСКОПИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ
ИНТЕГУМЕНТАЛЬНОГО ТАПЕТУМА И СМЕЖНЫХ ТКАНЕЙ
СЕМЯЗАЧАТКА У *CALENDULA OFFICINALIS* L.**

С 7 таблицами рисунков

A. E. VASILJEV AND M. A. PLISKO. ELECTRON MICROSCOPE
STUDY OF THE INTEGUMENTAL TAPETUM AND ADJACENT OVULE
TISSUES IN *CALENDULA OFFICINALIS* L.

В семязачатке со зрелым зародышевым мешком клетки тапетума достигают максимума сложности ультраструктурной организации. Они характеризуются плотной гиалоплазмой, довольно обильным гранулярным эндоплазматическим ретикулумом, активным аппаратом Гольджи, обилием рибосом, наличием микротрубочек и утолщенной рыхлой апикальной стенки, покрытой несплошным тонким слоем кутикулы. Типичные плазмодесмы имеются только на радиальных стенках. По ультраструктуре тапетальные клетки выглядят как дифференцирующиеся клетки, осуществляющие интенсивный синтез макромолекул своей цитоплазмы и оболочки. Клетки интегументальной паренхимы, прилегающие к тапетуму, имеют ультраструктуру, характерную для секреторных клеток: в цитоплазме преобладает гранулярный эндоплазматический ретикулум, аппарат Гольджи находится в состоянии гиперсекреции, отсутствуют эргастические включения. Эти клетки интенсивно секретируют слизь, которая откладывается конутри от первичной оболочки. Слизь наряду с полисахаридами, по-видимому, содержит и белок. Электронномикроскопические данные не подтверждают высказанную ранее гипотезу, согласно которой функция тапетума состоит в секреции гидролитических ферментов в сторону интегументальной паренхимы и ее разрушения. Тапетум, вероятно, обеспечивает согласованный рост внутренних компонентов семязачатка, а также выполняет барьерную функцию, предотвращая вымывание питательных веществ из зародышевого мешка в интегумент. Утолщенная апикальная стенка тапетальных клеток, по-видимому, служит путем транспорта веществ в тапетум и центральную клетку зародышевого мешка. Описаны особенности ультраструктуры различных гистологических комплексов семязачатка, выделенных на основании светооптического исследования.

У некоторых покрытосеменных растений главным образом с тенуинуцеллярными семязачатками внутренний эпидермис интегумента семязачатка дифференцируется в так называемый интегументальный тапетум, который после разрушения нуцеллярных клеток непосредственно примыкает к зародышевому мешку. Тапетальные клетки хорошо отличаются от клеток паренхимы интегумента упорядоченным расположением, палисадной формой, густой цитоплазмой, довольно крупными ядрами с объемистыми ядрышками и способностью длительно сохранять жизнедеятельность.

Своеобразие клеток тапетума обратило на себя внимание исследователей, пытавшихся выяснить функциональное значение этого клеточного комплекса. Однако мнения относительно функции интегументального тапетума оказались противоречивыми, а предложенные гипотезы являются большей частью умозрительными.

В решении этого вопроса большую роль может сыграть метод электронной микроскопии, успешно применяющийся для изучения функции той или иной ткани (Данилова и др., 1968; Васильев, 1969, 1970; Мирославов, 1969). В настоящее время имеется лишь одна работа Вазара

и Вазар (Vazart et Vazart, 1965) по ультраструктуре клеток тапетума льна, фиксированных осмием или перманганатом. К сожалению, результаты этой работы не позволили авторам использовать их для обсуждения гипотез о роли тапетума. Отмечается лишь, что клетки носят полумеристематический характер, поскольку наряду с меристематическими признаками они имеют признаки дифференцированных клеток (прежде всего развитие гранулярного эндоплазматического ретикулула).

В нашей работе был также использован метод электронной микроскопии в сочетании со светооптическим методом. Исследовались (на продольных и поперечных срезах) тапетум и паренхима интегумента, а также центральная клетка в семязачатках *Calendula officinalis* L. с 7-ядерным готовым к оплодотворению зародышевым мешком.

Методика

Для светооптического исследования материал фиксировался по Навашину, заключался в парафин и окрашивался гематоксилином (с подкраской лихтгрюном и эозином). Под световым микроскопом изучался также материал, фиксированный для электронномикроскопического исследования. При проведении последнего употреблялись следующие фиксаторы: 1) осмий, по Колфилду (6 час.); 2) 2%-й раствор перманганата калия, без буфера (6 час.); 3) формальдегид-глутаральдегид, по Карновскому (12 час.) с дофиксацией 2%-м раствором осмия (11 час.); 4) 3%-й раствор глутаральдегида (13 час.) с дофиксацией 5%-м раствором перманганата калия (30 мин.). Фиксация проводилась на холоду. При проводке материал (за исключением материала, фиксированного перманганатом) переносился на ночь в насыщенный раствор уранилацетата в 70%-м спирте. При фиксации осмием материал заливался в метакрилат, при всех остальных способах фиксации — в эпон. Ультратонкие срезы готовились на микротоме Рейхерт и контрастировались уранилацетатом и цитратом свинца. Исследование проводилось с помощью электронного микроскопа Тесла БС-242. Часть снимков получена на микроскопе Джем-7.

Результаты

(Табл. I—VII см. в конце номера)

Данные световой микроскопии

Клетки интегументального тапетума резко отличаются от клеток паренхимы (табл. I, II, а, б). Они сильно вытянуты в радиальном направлении и имеют палисадную форму. Размеры клеток на продольном и поперечном срезах семязачатков с молодым 7-ядерным зародышевым мешком составляют в среднем в радиальном направлении 20 мк, в тангентальном 6 мк, а в семязачатках с более зрелым мешком соответственно 17 мк и 8 мк. Таким образом, по мере развития 7-ядерного зародышевого мешка у клеток тапетума уменьшается радиальный размер и увеличивается тангентальный, что приводит к некоторому уплощению их в радиальном направлении. На продольном медианном срезе с каждой стороны зародышевого мешка насчитывается около 40 тапетальных клеток. Небольшая часть их находится в состоянии митоза. Клетки заполнены густой цитоплазмой, в которой едва выделяются слабо хроматизованные вытянутые в радиальном направлении ядра с 1—2 ядрышками; вакуоли, как правило, не просматриваются. Базальная (обращенная к интегументальной паренхиме) и в особенности апикальная (обращенная к зародышевому мешку) стенки заметно утолщены по сравнению с радиальными стенками.

Тапетум почти целиком окружает зародышевый мешок, примыкая к центральной клетке. Он не дифференцируется лишь в микропилярной части, где синергиды на одну треть выступают за его пределы. В хала-

зальной части зародышевого мешка тапетальные клетки граничат с клетками нуцеллуса, находящимися в состоянии разрушения (табл. I).

Интегументальную паренхиму по форме клеток и степени утолщения их оболочек можно подразделить на две зоны — внутреннюю и наружную (табл. I).

Внутренняя зона состоит из вытянутых вдоль зародышевого мешка клеток с утолщенными оболочками. На уровне микропиллярной части зародышевого мешка эта зона очень узкая (1—3 слоя клеток). По направлению к халазе она постепенно расширяется и в халазальной половине семязачатка насчитывает 20—25 слоев клеток. Клетки паренхимы, прилегающие к тапетуму, имеют сильно утолщенные оболочки и слабо вакуолизированы, содержимое их не такое плотное, как у тапетальных клеток (табл. I, II, а). Группы таких же клеток образуют тяж в халазальной половине семязачатка, простирающийся от зародышевого мешка в сторону проводящего пучка. Кнаружи от невакуолизированных клеток этой зоны наблюдается градиент структурных признаков клеток. Он выражается в постепенном уменьшении толщины оболочек и увеличении степени вакуолизации клеток. Несколько рядов клеток, прилегающих к тапетуму на уровне халазальной части зародышевого мешка, по характеру содержимого и строению оболочки не отличаются от тапетальных клеток, но форма их такая же, как у остальных клеток прилегающей паренхимы (табл. II, б).

Наружная зона образована 12—15 (на продольном срезе семязачатка) слоями изодиаметрических клеток с тонкими оболочками (табл. I). Они сильно вакуолизированы, основной объем клетки занят центральной вакуолью, в которой можно видеть друзу оксалата кальция (табл. II, а, б). Цитоплазма располагается в виде узкого постенного слоя, в котором находится и ядро. К периферии единственного интегумента приурочен проводящий пучок (табл. I), который, огибая зародышевый мешок, доходит до микропиле.

Данные электронной микроскопии

420/ Тапетум. В клеточной оболочке выявляются электронноплотные фибриллы. В обращенной к интегументальной паренхиме базальной стенке и в радиальных стенках они располагаются параллельно и плотно прилегают друг к другу. В подковообразно утолщенной апикальной стенке, обращенной к гаметофиту, фибриллы располагаются негусто и в беспорядке. При фиксации осмием и перманганатом в апикальной стенке выявляются два слоя: внутренний, более плотный, и наружный — рыхлый. Эта стенка имеет толщину около 1.2 мк и покрыта тончайшим (0.01—0.10 мк) слоем кутикулы (табл. III, а). В семязачатке с 4-ядерным гаметофитом апикальная стенка была почти в 2 раза тоньше (0.7 мк), а кутикула — более чем в 2 раза толще (0.2 мк). Кутикула не выглядит сплошной, размеры не покрытых ею участков оболочки составляют около 0.03 мк. В этих участках апикальная стенка выглядит непрерывной со стенкой центральной клетки (табл. VII, б). Типичные плазмодесмы, пересекающие всю толщу стенки, не обнаружены. Однако в апикальной стенке встречаются похожие на плазмодесмы структуры, ограниченные неотличимой от плазмалеммы трехслойной мембраной и содержащие электронноплотный материал (табл. III, в). Эти структуры выявляются при фиксации формальдегидом и перманганатом. От типичных плазмодесм, характерных для радиальных стенок, они отличаются тем, что располагаются группами, не ориентированы перпендикулярно стенке и сильно искривлены; поэтому на срезах они выявляются в виде коротких фрагментов.

Радиальные стенки имеют субмикроскопическую толщину (около 0.2 мк) и пронизаны одиночными плазмодесмами. Наряду с типичными плазмодесмами здесь иногда встречаются мембранные структуры, характерные для апикальной стенки. Сходные образования встречаются и

в базальной стенке, здесь они обычно спирально свернуты. Типичных плазмодесм в этой стенке обычно нет; исключение составляют тапетальные клетки на уровне халазальной части зародышевого мешка, где базальные стенки пронизаны многочисленными плазмодесмами.

Плазмалемма, обычно симметричная и трехслойная, плотно прилегает к оболочке; лишь в некоторых участках радиальных стенок при фиксации формальдегидом-глутаральдегидом видно, что она образует инвагинации, в которых выявляются мембранные элементы (ломасомы).

Гиалоплазма плотная при всех способах фиксации. Рибосомы очень многочисленные и после двойной фиксации формальдегидом-глутаральдегидом выглядят собранными в неотчетливые полисомы. При осмиевой фиксации агрегации рибосом в полисомы не наблюдается. К плазмалемме прилегают микротрубочки; иногда они располагаются в 3—4 слоя, часто микротрубочки встречаются и в глубине цитоплазмы.

Эндоплазматический ретикулум развит довольно сильно. Он представлен главным образом гранулярной формой и в меньшей степени — агранулярной. Элементы гранулярного ретикулума, мембраны которого обнаруживают низкий контраст и равномерно покрыты рибосомами, образуют участки эргастоплазмы, состоящие обычно из 3—8 более или менее параллельных длинных цистерн, реже число цистерн в таком участке достигает 15 (табл. III, а, з; IV, б). Межмембранный промежуток цистерн имеет довольно постоянную ширину: около 500 Å после фиксации формальдегидом (табл. III, з) и 300 Å после фиксации перманганатом (табл. III, а, IV, б). При фиксации осмием цистерны ретикулума обычно вздуваются и распадаются на пузырьки (субоптимальная фиксация). Содержимое гранулярных цистерн при фиксации формальдегидом-глутаральдегидом имеет более высокую плотность, чем гиалоплазма (табл. III, з).

Элементы агранулярного ретикулума приурочены к околоядерной зоне. Они представлены неправильной формы цистернами, иногда ветвистыми, чаще концентрически расположенными (табл. III, з, IV, а). Концентрические цистерны изолируют участки гиалоплазмы, которые иногда имеют более высокую плотность, чем основная часть гиалоплазмы. Полость цистерн, как правило, не имеет постоянной ширины; в некоторых местах цистерны сильно расширены и выглядят, как вакуоли. Подобные картины наблюдались в меристеме корня тыквы (Coulomb et Buvat, 1968) и интерпретировались как картины локального автолиза цитоплазмы. Содержимое агранулярных цистерн, в отличие от гранулярных, при всех способах фиксации прозрачно, но в вакуолеподобных расширениях часто выявляются пузырьки и концентрические мембраны, а также трубочки, подобные тем, которые были обнаружены в яйцеклетке хлопчатника (Jensen, 1968). При фиксации формальдегидом концентрические мембраны обычно выглядят очень плотными и близко располагаются друг к другу, напоминая мембраны миелиновой оболочки нервных клеток. Иногда агранулярные цистерны имеют незначительную и постоянную ширину. При перманганатной фиксации расширения ретикулума не выявляются; вместо них можно обнаружить электронноплотные образования неправильной формы, в которых иногда содержатся миелиновые структуры, мелкие и крупные прозрачные и плотные пузырьки (табл. IV, б). Типичные вакуоли в клетках тапетума не обнаруживаются ни при одном способе фиксации.

Аппарат Гольджи представлен довольно большим числом (10—20 на срез клетки) поляризованных диктиосом, распределенных без видимого порядка. Последние состоят из 8—10 прямых цистерн и окружены большим числом прозрачных пузырьков, мелких при фиксации перманганатом (табл. III, а; IV, б) и крупных при осмиевой (табл. III, б) и формальдегидной (табл. III, з; IV, а) фиксации. Большое число пузырьков — признак того, что аппарат Гольджи находится в состоянии гиперсекреции. После осмиевой фиксации в диктиосомных цистернах выявляются

поперечные перегородки в виде перекладин лестницы. Связи диктиосом с элементами эндоплазматического ретикулума не наблюдается.

Многочисленные митохондрии часто собраны в группы. Они имеют эллипсоидальную довольно правильную форму, а мембраны их оболочки — правильный контур при фиксации осмием (табл. III, б) и формальдегидом (табл. IV, а). При перманганатной фиксации контур мембран также правильный, но форма органелл может быть самой разнообразной — удлинённой, ветвистой, часто подковообразной (табл. IV, б). Контраст митохондриальных мембран выше ретикулярных. Немногочисленные кристы митохондрий на одних срезах клетки выглядят узкими, ненабухшими, на других — широкими, набухшими, особенно при фиксации формальдегидом (табл. IV, а). Кристы обнаруживают тенденцию располагаться параллельно друг другу. Митохондриальный матрикс при осмиевой фиксации выглядит столь же плотным, как и гиалоплазма (табл. III, б), содержит рибосомы и обнаруживает прозрачные участки с фибриллами ДНК. При формальдегидной фиксации (табл. IV, а) в нём также видны рибосомы, но он выглядит более плотным, чем гиалоплазма; прозрачных участков не выявляется.

Пластиды представлены расположенными без видимого порядка лейкопластами (табл. IV, а, б), которые ненамного крупнее митохондрий, но четко отличаются от них неправильной, часто сильно вытянутой формой; иногда они имеют перетяжки, что, возможно, указывает на их деление. Внутренняя мембранная система пластид развита слабо. На некоторых срезах пластид выявляются трубочки, похожие на микротрубочки гиалоплазмы. Контраст всех пластидных мембран (особенно при фиксации формальдегидом) — более высокий, чем мембран митохондрий. Матрикс пластид при фиксации осмием и формальдегидом (табл. IV, а) выглядит более плотным, чем митохондриальный матрикс. В нём выявляются редкие осмиофильные глобулы. После фиксации перманганатом матрикс лейкопластов выглядит совершенно прозрачным (табл. III, а; IV, б). Как правило, пластиды лишены крахмала. Липидные капли в цитоплазме отсутствуют.

Ядро имеет диффузный хроматин и нуклеоплазму такой же плотности, как и гиалоплазма. Ядрышки крупные, с очень мелкими светлыми вакуолеподобными участками. Ядерная оболочка с редкими порами (табл. IV, б) имеет гранулярную наружную мембрану.

Исследование срезов тапетальных клеток на уровне яйцевого аппарата, центральной клетки или антипод не обнаруживает каких-либо заметных различий в их ультраструктуре.

Паренхима. В клетках, непосредственно прилегающих к тапетуму, преобладающими компонентами являются гранулярный эндоплазматический ретикулум и аппарат Гольджи (табл. V, а, б). Ширина просвета ретикулярных цистерн варьирует по их длине; в среднем цистерны несколько шире и не являются столь правильными, как в тапетальных клетках.

Диктиосомы, число которых на единицу площади среза кажется более значительным, чем в тапетуме, характеризуются еще более высокой активностью; об этом можно судить по большему числу и размерам пузырьков Гольджи (табл. V, а, б; VI, а). Они состоят из меньшего (6—8) числа цистерн, которые после фиксации осмием выглядят сильно изогнутыми и часто концентрически скручиваются. Содержимое крупных пузырьков Гольджи имеет тонкофибриллярный компонент, сходный с компонентом внутренней зоны оболочки (табл. VI, а). В клетках выявляется большое число микротел. Рибосом сравнительно немного и они собраны в отчетливые полисомы. В остальном клетки внутренней паренхимной зоны построены так же, как и тапетальные клетки.

Типичная клеточная оболочка с параллельными фибриллами отсутствует (табл. VI, в), на ее месте можно видеть лишь узкую (0.015 мк) светлую зону с беспорядочно и рыхло расположенными фибриллами. По обе стороны от этой зоны располагается очень своеобразный широкий (1.3 мк) слой, состоящий из двух компонентов — прозрачного и слегка

электронноплотного, имеющего вид темных гранул и довольно плотной сети фибрилл без упорядоченной ориентации. Количество плотного компонента увеличивается по мере удаления от протопласта. При фиксации перманганатом фибриллярный компонент не выявляется, и оболочка имеет ячеистый слоистый вид (табл. V, а, б). В месте контакта паренхимы с тапетальными клетками своеобразный широкий слой развивается только со стороны паренхимных клеток (табл. V, а).

Протопласт оттеснен к центру клетки. Межклетники не выявляются, плазмодесмы отсутствуют. Поверхность протопласта неправильная — плазмалемма имеет очень волнистый контур, что, очевидно, объясняется слиянием с ней пузырьков Гольджи, содержимое которых включается в оболочку (табл. V, а, б; VI, а, в).

Такую же ультраструктуру имеют мелкие изодиаметрические клетки, располагающиеся под зародышевым мешком, а также клетки тяжа, простирающегося в сторону проводящего пучка. Клетки, непосредственно прилегающие к тапетуму в халазальной суженной части зародышевого мешка, по ультраструктуре содержимого заметно не отличаются от тапетальных клеток. Они имеют типичную первичную оболочку, пересекаемую плазмодесмами (табл. VII, а) и не отличимую от оболочки радиальных стенок тапетальных клеток. Хорошо видимый пенистый слой оболочки (его прозрачный компонент) появляется лишь в 4—5 слое паренхимы.

По мере удаления от тапетума и от центра тяжа (идущего к пучку) в клетках внутренней зоны интегументальной паренхимы уменьшается толщина своеобразного широкого слоя оболочки и появляется типичная первичная оболочка с густыми параллельными фибриллами, размер вакуолей постепенно увеличивается. Изменению подвергаются и клеточные органеллы: уменьшается количество эндоплазматического ретикулаума, а также число и активность диктиосом аппарата Гольджи.

Паренхимные клетки наружной зоны характеризуются очень узким (0.14 мк) постенным слоем цитоплазмы, в котором находятся редкие митохондрии и крахмалосодержащие лейкопласты (табл. VI, б). Эндоплазматический ретикулум почти не развит. Аппарат Гольджи состоит из немногочисленных диктиосом, находящихся в нормальном, по Молленхауэру и Морре (Mollenhauer a. Morré, 1966), состоянии. Клеточная оболочка имеет субмикроскопическую толщину (0.1 мк) и лишена своеобразного пенистого слоя. По углам клеток выявляются типичные межклетники. Наружный эпидермис интегумента состоит из мелких вакуолизированных клеток с более широким, чем у паренхимы, слоем постенной цитоплазмы. На наружных стенках эпидермальных клеток, обращенных в полость завязи, имеется равномерно тонкий (0.04 мк) слой кутикулы.

Центральная клетка. Тонкая (0.2—0.3 мк) оболочка, такого же строения, как и апикальная стенка оболочек тапетальных клеток, но лишенная кутикулы, несет многочисленные неправильные выросты в сторону цитоплазмы — «протуберанцы» (табл. VII, б), которые выявляются при всех способах фиксации. В оболочке встречаются такие же мембранные элементы, как и в апикальной стенке тапетума. При фиксации перманганатом у плазмалеммы выявляются многочисленные ломасомоподобные структуры (табл. III, а). Преобладающими компонентами цитоплазмы являются эндоплазматический ретикулум и аппарат Гольджи; последний не обнаруживает признаков гиперсекреции.

Обсуждение

Клетки интегументальной паренхимы, прилегающие к тапетуму, в семязачатках со зрелым зародышевым мешком имеют ультраструктуру, характерную для высокоактивных секреторных клеток: преобладающими компонентами в них являются гранулярный эндоплазматический ретикулум и аппарат Гольджи, находящийся в состоянии гиперсекреции, гиалоплазма имеет высокую электронную плотность, число свободных

рибосом уменьшено и они собраны в отчетливые полисомы, включения запасных веществ в виде крахмала и липидов практически отсутствуют. Содержимое пузырьков Гольджи, изливающееся за плазмалемму, выглядит так же, как и вещество оболочки. По-видимому, оно представляет собой секрет, который включается в оболочку. Имеются указания (Александров и Савченко, 1951; Кантор, 1959), что эти паренхимные клетки секретируют слизь. Действительно, электронномикроскопическое исследование показывает, что слизь откладывается в виде своеобразного широкого слоя конутри от первичной оболочки; последняя под действием слизи видоизменяется. В результате содержимое клетки постепенно оттесняется к центру, степень вакуолизации уменьшается, протоплазматические связи между клетками посредством плазмодесм исчезают. В конце концов паренхимные клетки внутренней зоны интегумента отмирают и их полость целиком заполняется слизью. Эти процессы начинаются уже после оплодотворения и завершаются ко времени образования шаровидного зародыша.

Химический состав слизи до сих пор не изучен; тем не менее данные морфологии позволяют предположить, что слизь не является чисто полисахаридной, а содержит и белки. Дело в том, что синтез нецеллюлозных аморфных полисахаридов (и в том числе образующих слизи) происходит обычно лишь при участии аппарата Гольджи (Mollenhauer, 1967; Schnepf, 1968). В клетках же интегументальной паренхимы наряду с аппаратом Гольджи сильно развит гранулярный эндоплазматический ретикулум — внутриклеточная мембранная система, ответственная за синтез и секрецию белка. Электронноплотный компонент, выявляющийся в составе секрета этих клеток, отсутствует на микрофотографиях клеток, секретирующих чисто полисахаридную слизь. По-видимому, именно он и содержит белок.

Слизь, секретлируемая клетками внутренней зоны интегументальной паренхимы, в дальнейшем, по мере развития зародыша, исчезает, очевидно, подвергаясь гидролизу, за которым следует отток продуктов гидролиза к зародышу. В семязачатке же до оплодотворения и в начале роста зародыша слизь может связывать и удерживать большое количество воды, а также обеспечивать возможность растяжения зародышевого мешка и прилегающего к нему тапетума (скользящий рост). Кроме того, слизь может служить путем транспорта метаболитов («свободным пространством») из окончаний проводящего пучка к растущим частям семязачатка. О такой возможности свидетельствуют данные о межклеточном веществе соединительной ткани животных (Laurent, 1966), построенному так же и состоящему из той же группы веществ, что и растительная слизь. Очевидно, с транспортной функцией слизи в семязачатке связано и раннее ослизнение паренхимных клеток, образующих соединительный тяж в халазальной части семязачатка, идущий от зародышевого мешка в сторону проводящего пучка.

Следует отметить, что мнение некоторых авторов (Hegelmaier, 1889; Ducamp, 1902) о том, что клетки внутренней зоны паренхимы интегумента подвергаются разбуханию, в свете полученных данных нужно понимать не буквально: очевидно, происходит не увеличение их размеров за счет насыщаемой воды, а лишь отложение слизи.

Клетки наружной зоны интегументальной паренхимы, не имеющие морфологических признаков высокой активности, в секреции слизи участия не принимают.

Клетки интегументального тапетума *Calendula officinalis* в фазу зрелого зародышевого мешка достигают максимума сложности ультраструктурной организации и построены одинаково во всех зонах зародышевого мешка. Однако и в этот период они не имеют облика типичных секреторных клеток, осуществляющих синтез макромолекул (и прежде всего белка) на экспорт. Гранулярный эндоплазматический ретикулум в тапетальных клетках морфологически отличается от эргастоплазмы прилегающей к ним паренхимы и развит не столь сильно, что, очевидно, обуслов-

лено синтезом и транспортом этой мембранной системой другого продукта.

Данные электронной микроскопии не свидетельствуют в пользу наиболее распространенной гипотезы о функции тапетума. Согласно этой гипотезе, высказанной еще в прошлом веке и поддержанной в последнее время (Guignard, 1893; Laviolle, 1912; Поддубная-Арнольди, 1964), тапетум выполняет секреторную и переваривающую функцию — выделяет гидролитические ферменты в сторону интегументальной паренхимы и разрушает ее, после чего продукты гидролиза поступают в зародышевый мешок. При этом разрушение прилегающей к тапетуму паренхимы иногда рассматривается как свидетельство секреции клетками тапетума в эту ткань гидролаз (Эсау, 1969). Однако у ноготков какие-либо ультраструктурные признаки дегенерации прилегающей к тапетуму паренхимы в период максимального развития его структуры отсутствуют; напротив, паренхима выглядит высокоактивной. Поэтому центробежный характер ослизнения паренхимных клеток внутренней зоны интегумента, вероятно, обусловлен не выделением тапетумом каких-то специфических веществ, а объясняется другими причинами (например, механическим давлением на них растущего тапетума и развивающегося зародышевого мешка). Интересно в связи с этим отметить, что на уровне антипод 3—4 слоя прилегающих к тапетуму паренхимных клеток не ослизняются.

Тапетум дифференцируется не по всей длине зародышевого мешка, он отсутствует в зоне яйцевого аппарата. Шмид (Schmid, 1906) рассматривает этот факт как один из наиболее важных доводов против секреторной гипотезы, поскольку тапетум не развивается именно там, куда должно происходить наиболее интенсивное поступление питательных веществ. Этот довод представляется нам не лишенным основания.

Вместе с тем тапетальные клетки по ультраструктуре отличаются от обычных, сильно вакуолизированных паренхимных клеток (и в том числе от клеток эпидермиса интегумента), с одной стороны, и от клеток меристемы, с другой. Они выглядят как дифференцирующиеся клетки, например как клетки дифференцирующегося ризодермиса (Данилова и Бармичева, 1970), осуществляющие интенсивный синтез конституционных макромолекул своей цитоплазмы и оболочки, для которых характерны плотная гиалоплазма, довольно обильный гранулярный ретикулум с параллельными мембранами, активный аппарат Гольджи, обилие рибосом, наличие микротрубочек и низкий контраст мембран. Как и для других дифференцирующихся клеток, для тапетума характерны картины локального автолиза, выражающиеся в окружении элементами агранулярного ретикулума участков цитоплазмы и последующем переваривании их. Отсутствие у тапетальных клеток широкого пенистого слоя в стенке, смежной со стенкой паренхимных клеток, свидетельствует о том, что тапетум не секретирует слизь в сторону паренхимы.

У ноготков отсутствуют признаки полиплоидизации тапетума, характерной для некоторых растений (Nagl, 1962).

По степени развития гранулярного ретикулума и некоторым другим признакам тапетум ноготков сходен с тапетумом льна, электронномикроскопическое исследование которого в семязачатке со зрелым зародышевым мешком провели Вазар и Вазар (Vazart et Vazart, 1965). Однако в тапетуме льна аппарат Гольджи был описан как неактивный. Характерно, что эти авторы также не говорят о секреторной функции тапетума, но отмечают, что он носит «полумеристематический характер», очевидно, подразумевая под этим совмещение в тапетуме признаков меристематических и дифференцированных (наличие довольно хорошо развитого гранулярного ретикулума) клеток. Как уже говорилось выше, именно это сочетание характерно для дифференцирующихся клеток.

Нужно отметить, что после исследованной фазы развития клетки тапетума ноготков переходят к растяжению, которое сопровождается упрощением его структурной организации и вакуолизацией (наши неопубликованные данные).

Плазмодесмы, имеющиеся на радиальных стенках тапетальных клеток, связывают последние в единый клеточный комплекс и обеспечивают ток метаболитов через радиальные стенки по симпласту; благодаря этому все тапетальные клетки находятся в благоприятных условиях снабжения метаболитами. Гистохимические данные о высокой физиологической активности тапетума (Цингер, 1958) не противоречат ультраструктурным, показывающим, что тапетальные клетки в семязачатках со зрелым гаметофитом находятся в состоянии дифференциации. Более сильные, чем в паренхиме, реакции на некоторые оксидазы, сульфгидрильные соединения, нуклеиновые кислоты и аминокислоты, обнаруженные у тапетума, не могут служить доводом в пользу секреторной гипотезы, поскольку почти все эти вещества не имеют непосредственного отношения к синтезу и выделению секрета.

Данные электронной микроскопии позволяют предположить, что в семязачатках с 7-ядерным зародышевым мешком тапетум выполняет барьерную функцию, предотвращая вымывание в интегумент питательных веществ, поступающих в зародышевый мешок из халазальной части семязачатка. Барьером для оттока являются его радиальные стенки, имеющие очень небольшую толщину и очень плотные из-за высокой густоты микрофибрилл, а следовательно, по-видимому, и мало проницаемые для растворов. Живое содержимое тапетальных клеток, не связанное плазмодесмами с содержимым клеток паренхимы, также препятствует вымыванию веществ в интегумент. Кроме того, тапетум, вероятно, обеспечивает возможность согласованного роста внутренних компонентов семязачатка во время быстрого вытягивания зародышевого мешка. Подобное предположение уже высказывалось ранее (Schmid, 1906).

Находясь в фазе дифференциации, тапетальные клетки нуждаются в интенсивном поступлении питательных веществ. Утолщенная, но весьма рыхлая из-за малой густоты фибрилл апикальная стенка тапетума, вероятно, служит важным путем транспорта (свободным пространством), по которому эти вещества из халазальной части семязачатка движутся вдоль зародышевого мешка и поступают в клетки тапетума, а также в центральную клетку зародышевого мешка. Кроме того, утолщенная апикальная стенка может выполнять и функцию механической защиты зародышевого мешка.

Вещество наружного, более мощного, слоя апикальной стенки по морфологии весьма похоже на каллозу, откладываемую растительными клетками некоторых типов (ситовидные элементы, развивающиеся микроспоры) и идентифицируемую на электронномикроскопических фотографиях. С помощью флуоресцентного микроскопа каллоза была обнаружена в апикальной стенке тапетальных клеток петунии (Esser, 1963). Она являлась лишь в семязачатках со зрелым зародышевым мешком и после оплодотворения исчезала. Было высказано предположение, что каллоза регулирует обмен веществ между зародышевым мешком и окружающей тканью. Интересно отметить, что у клеток тапетума ноготков утолщение апикальной стенки наблюдается лишь в семязачатках со зрелым зародышевым мешком и после оплодотворения исчезает.

В поглощении тапетумом веществ, передвигающихся по апикальной стенке, возможно участвуют имеющиеся здесь плазмодесмоподобные структуры. Отсутствие картин, показывающих непрерывность этих структур с плазмалеммой тапетальных клеток, можно объяснить не их изолированным положением в оболочке, а весьма искривленной формой, снижающей вероятность получения таких картин на ультратонких срезах.

Питательные вещества из апикальной стенки могут поступать и в центральную клетку. Правда, некоторые авторы (Magnus, 1913; Vazart et Vazart, 1965) считают, что наличие у апикальной стенки кутикулы препятствует какому бы то ни было обмену между тапетумом и зародышевым мешком и на этом основании выдвигают гипотезу о защитной функции тапетума. Однако следует иметь в виду, что в фазу наиболее сложной ультраструктурной организации тапетума кутикула апикальных

стенок не является сплошной; толщина ее уменьшается по сравнению с предыдущей, меристематической, фазой более чем в 2 раза. К тому же на более ранних этапах развития семязачатка тапетальная кутикула граничит с кутикулой, откладывающейся на смежных стенках клеток нуцеллуса, в фазу же зрелого зародышевого мешка нуцеллярные клетки почти полностью разрушаются и кутикула их исчезает. Кроме того, в последнее время получены экспериментальные данные, свидетельствующие о том, что и сама кутикула не всегда является серьезным препятствием для движения как ионов, так и крупных молекул (Kannan, 1969).

В центральной клетке зародышевого мешка ноготков, граничащей с тапетумом, развиваются протуберанцы оболочки — структура, которая обнаружена в центральной клетке на уровне яйцевого аппарата и антипод у других растений — хлопчатника (Jensen, 1965a), кукурузы (Diboll a. Larson, 1966) и льна (Vazart et Vazart, 1966). Протуберанцы обнаружены и у других компонентов семязачатка — у синергид (Jensen, 1965b; Vazart et Vazart, 1966; Diboll, 1968), в базальной части антипод (Vazart, 1968) и у клеток подвеска на границе с зародышем (Schnepf u. Nagl, 1970). У ноготков протуберанцы отсутствуют в антиподальном районе центральной клетки, т. е. там, где сохраняются клетки нуцеллуса. При более сильном развитии эту структуру называют лабиринтом оболочки. У синергид лабиринт оболочки соответствует так называемому нитчатому аппарату, выявляемому при световой микроскопии. Вообще лабиринт оболочки обычно находят там, где предполагается интенсивный обмен веществ между клетками или секреция с помощью механизмов активного транспорта (Kollmann u. Dörr, 1969; Васильев, 1970). Приспособительное значение этой структуры видят в том, что она значительно увеличивает поверхность плазмалеммы — мембраны, ответственной за активный транспорт. Характерно, что в местах развития лабиринта плазмодесмы отсутствуют. У ноготков поверхность плазмалеммы центральной клетки, помимо протуберанцев, увеличивается и за счет образования ломасомоподобных структур. Наличие протуберанцев у центральной клетки может служить указанием на поглощение ею веществ из апикальной стенки тапетума.

Предположение о барьерной функции тапетума близко к гипотезе о защитной его функции, высказанной некоторыми авторами (Hegelmair, 1889; Magnus, 1913). Так, по мнению Магнуса (Magnus, 1913), тапетум защищает зародышевый мешок и эндосперм от вымывания из них питательных веществ в клетки интегумента. При этом решающая роль в функционировании тапетума приписывается наличию непроницаемой кутикулы («эмбриодермиса», по Магнусу). Однако это предположение основано на данных световой микроскопии, не позволяющей достоверно измерить толщину кутикулы и установить ее изменение, а также выявить в апикальной стенке участки, лишенные кутикулы.

В заключение следует отметить, что изложенные выше соображения о возможной функции тапетума, основанные только на морфологических данных для одного вида растения, нужно рассматривать лишь как рабочую гипотезу. Решение проблемы невозможно до тех пор, пока не будут выяснены общие закономерности поступления питательных веществ в зародышевый мешок и в зародыш. Для выяснения вопроса о взаимодействии тапетума с другими тканями семязачатка необходимо применение методов электронномикроскопической цитохимии и автордиографии и увеличение числа объектов исследования.

ЛИТЕРАТУРА

- Александров В. Г. и М. И. Савченко. (1951). Об особенностях истории развития плода и семени в сем. Сложноцветных. Тр. БИН АН СССР, сер. 7, 2: 5—98. — Васильев А. Е. (1969). Субмикроскопическая морфология клеток нектарников. Бот. журн., 54, 7: 1015—1031. — Васильев А. Е. (1970). Ультраструктура стигматодных клеток *Lilium*. Физиолог. раст., 7, 6: 1279—1287. — Данилова М. Ф. и Е. М. Бармичева. (1970). Данные электронномикроскопического изучения клеток

ризодермиса корня редиса *Raphanus sativus* L. (К проблеме поглощения веществ корнем). Бот. журн., 55, 9: 1261—1269. — Данилова М. Ф., Е. Ю. Стамболчян и Е. М. Бармичева. (1968). К вопросу о путях передвижения веществ по тканям корня. (Данные субмикроскопической морфологии). Бот. журн., 53, 6: 759—765. — Катор Т. С. (1959). Сравнительно-эмбриологическое исследование культурного и некоторых диких видов льна. Тр. Гл. бот. сада АН СССР, 6: 170—190. — Мировславов Е. А. (1969). Субмикроскопическая морфология парных клеток эпидермиса злаков. ДАН СССР, 189, 3: 637—638. — Поддубная-Арнольд В. А. (1964). Общая эмбриология покрытосеменных растений. — Цингер Н. В. (1958). Семя, его развитие и физиологические свойства. — Эсау К. (1969). Анатомия растений. — Coulomb C. a. R. Buvat. (1968). Processus de dégénérescence cytoplasmique partielle dans les cellules de jeunes racines de *Cucurbita pepo*. C. R. Acad. Sci. Paris, 267, 8: 843—844. — Dibold A. G. (1968). Fine structural development of the megagametophyte of *Zea mays* following fertilization. Amer. Journ. Bot., 55, 7: 787—806. — Dibold A. G. a. D. A. Larson. (1966). An electron microscopic study of the mature megagametophyte in *Zea mays*. Amer. Journ. Bot., 53, 4: 391—402. — Ducamp L. (1902). Recherches sur l'embryogénie des Araliacées. Ann. Sci. Nat. Bot., Ser. 8, 15: 311—402. — Esser K. (1963). Bildung und Abbau von Callose in den Samenanlagen der *Petunia hybrida*. Ztschr. Bot., 51, 1: 32—51. — Guignard L. (1893). Recherches sur le développement de la graine et en particulier de tégument séminal. Journ. Bot., 7: 303—311. — Hegelmaier F. (1889). Über den Keimsack einiger Compositen und dessen Umhüllung. Bot. Ztg., 47: 805—830. — Jensen W. A. (1965a). The ultrastructure and composition of the egg and central cell of cotton. Amer. Journ. Bot., 52, 8: 781—797. — Jensen W. A. (1965b). The ultrastructure and histochemistry of the synergids of cotton. Amer. Journ. Bot., 52, 3: 239—256. — Jensen W. A. (1968). Cotton embryogenesis: the tube-containing endoplasmic reticulum. Journ. Ultrastr. Res., 22, 3—4: 296—302. — Kannan S. (1969). Penetration of iron and some organic substances through isolated cuticular membranes. Plant Physiol., 44, 4: 517—521. — Kollmann R. u. I. Dörr. (1969). Strukturelle Grundlagen des zwischenzelligen Stoffaustausches. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 82, 5—6: 415—425. — Laurent T. C. (1966). In vitro studies on the transport of macromolecules through the connective tissue. Federat. proceed. Amer. Soc. exper. biol., 25, 3: 1128—1134. — Laviaille P. (1912). Recherches sur le développement de l'ovaire et fruit chez les Composées. Ann. Sci. Nat. Bot., 9, 15: 39—141. — Magnus W. (1913). Die atypische Embryosackentwicklung der Podostemaceen. Flora, 105: 275—336. — Mollenhauer H. H. (1967). The fine structure of mucilage secreting cells of *Hibiscus esculentus* pods. Protoplasma, 63, 4: 353—362. — Mollenhauer H. H. a. D. J. Morré. (1966). Golgi apparatus and plant secretion. Ann. Rev. Plant Physiol., 17: 27—46. — Nagl W. (1962). Über Endopolyploidie, Restitutionskernbildung und Kernstrukturen im Suspensor von Angiospermen und einer Gymnosperme. Österr. Bot. Ztschr., 109, 4—5: 431—494. — Schmid E. (1906). Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der *Scrophulariaceae*. Beih. Bot. Centralbl., 20, 1: 175—190. — Schnepf E. (1968). Zur Feinstruktur der Schleimseziernden Drüsenhaare auf der Ochrea von *Rumex* und *Rheum*. Planta, 79, 1: 22—34. — Schnepf E. u. W. N. Nagl. (1970). Über einige Strukturbesonderheiten der Suspensorzellen von *Phaseolus vulgaris*. Protoplasma, 69, 1: 133—143. — Vazart J. (1968). Infrastructure de l'ovule du Lin, *Linum usitatissimum* L. Le complexe antipodial. C. R. Acad. Sci. Paris, 266, 3: 211—213. — Vazart B. et J. Vazart. (1965). Infrastructure de l'ovule de Lin, *Linum usitatissimum* L. L'assise jaquette ou endothélium. C. R. Acad. Sci. Paris, 246, 15: 2927—2930. — Vazart B. et J. Vazart. (1966). Infrastructure du sac embryonnaire du Lin (*Linum usitatissimum* L.). Rev. Cytol. et Biol. Végét., 29, 3—4: 251—266.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 6 X 1970).

SUMMARY

In an ovule with a mature embryo sac the ultrastructural organization of the tapetal cells attains its maximal complexity. These cells are characterized by a dense hyaloplasm, a fairly well developed granular endoplasmic reticulum, an active Golgi apparatus, the abundance of ribosomes, the presence of microtubules and by a thickened loose apical cell wall covered with a thin discontinuous cuticular layer. Typical plasmodesms are present only in radial cell walls. At the ultrastructural level the tapetal cells resemble differentiating cells in which an intense synthesis of the macromolecules constituting their cytoplasm and cell wall takes place. The cells of the integumental parenchyma adjacent to the tapetum resemble secretory cells: the granular endoplasmic reticulum predominates in their cytoplasm, the Golgi apparatus is in a state of hypersecretion, egrastic inclusions being absent. These cells secrete mucilage intensely. This mucilage deposited inwards from the primary cell wall, apparently, contains not only

polysaccharides, but protein as well. The electron microscopic data obtained do not support the hypothesis according to which the function of the tapetum is the secretion of hydrolytic enzymes in the direction of the integumental parenchyma and the subsequent destruction of the latter. Instead the tapetum seems to have a barrier function preventing the leakage of the nutritive substances from the embryo sac into the integument. Besides, it probably ensures the coordinated growth of the inner components of an ovule. The thickened apical cell wall possibly serves as a means of transportation of substances into the tapetum and the central cell of the embryo sac. The characteristic features of the ultrastructure of different histological complexes of the ovule distinguished on the basis of the light microscopic studies are described.

УДК 581.522.6 : 625.1/6(471.2)

Ю. Д. Гусев

РАССЕЛЕНИЕ РАСТЕНИЙ ПО ЖЕЛЕЗНЫМ ДОРОГАМ
СЕВЕРО-ЗАПАДА ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

С 1 рисунком

YU. D. GUSEV. DISTRIBUTION OF PLANTS ALONG RAILWAYS
IN THE NORTH-WESTERN PART OF EUROPAEN RUSSIA

В результате обследования автором в 1965—1970 гг. флоры железнодорожных насыпей и парков Псковской, Новгородской, Ленинградской, Мурманской областей и Карельской АССР установлено произрастание на них 581 вида сосудистых растений, принадлежащих 296 родам и 68 семействам. Преобладают травянистые многолетники из сем. *Asteraceae* (80 видов) и *Poaceae* (71 вид), а также *Brassicaceae*, *Fabaceae*, *Rosaceae*, *Caryophyllaceae*, *Lamiaceae*, *Scrophulariaceae*, *Polygonaceae*.

На железных дорогах господствуют аборигенные виды, но велика, особенно на станциях, и роль адвентивных растений (от 111 видов в Мурманской обл. до 186 видов в Ленинградской). От 70 до 78% адвентивной флоры ж.-д. насыпей и парков в разных областях дают представители сем. *Asteraceae*, *Brassicaceae*, *Poaceae*, *Fabaceae*, *Chenopodiaceae*, *Lamiaceae*, *Rosaceae* и *Caryophyllaceae*. Многие виды, натурализовавшиеся в южных областях северо-запада европейской части РСФСР в XIX—XX вв., продолжают продвигаться на север, например: *Camelina microcarpa*, *Lepidium densiflorum*, *Sisymbrium volgense*, *Euphorbia esula*, *Oenothera biennis*, *Chaenorhinum viscidum*, *Artemisia austriaca*, *Senecio viscosus*.

Впервые для Ленинградской обл. найдены на различных рудеральных местах (включая и ж.-д. парки) следующие адвентивные виды: *Agropyron imbricatum*, *Brassica elongata*, *Kochia scoparia*, *Corispermum marschallii*, *Amaranthus blitoides*, *Galium articulatum*, *G. verum*, *Onosma tinctoria*, *Sorghum saccharatum*; впервые для Карелии найдены *Achillea micrantha*, *Agropyron imbricatum*, *Armeniaca vulgaris*, *Borago officinalis*, *Centaurea diffusa*; впервые в Мурманской обл. найдены *Euphorbia esula* и *Sisymbrium volgense*; впервые в Псковской обл. найдены *Sisymbrium volgense*, *Melilotus wolgicus*.

Растительный покров железнодорожных насыпей и станций с каждым годом привлекает к себе все больше внимания ботаников. В последние 15 лет в разных странах появилось много работ, посвященных экологической характеристике ж.-д. насыпей и парков, составу и характеру ж.-д. флоры и растительности, распространению растений по железным дорогам, экологии и истории отдельных «железнодорожных» видов. К числу их относятся работы Педерсена (Pedersen, 1955) в Дании, Алмквиста (Almquist, 1957) и Рюдена (Ryden, 1964) в Швеции, Креха (Kreh, 1960), Кнаппа (Knapp, 1961) и других в ФРГ, Фагерстрёма и Яхколы (Fagerström ja Jahkola, 1960), Микколы (Mikkola, 1966), Ниemi (Niemi, 1969), Суоминена (Suominen, 1969a, б) в Финляндии и т. д.

В СССР в последнее время специально «железнодорожной» адвентивной флоре посвящена только небольшая статья А. Я. Реммеля (Remmel, 1958) и большая часть статьи П. Снарскиса (Snarskis, 1962). Некоторые сведения по этому вопросу имеются в разных флористических работах (Белозеров, 1960; Дорогостайская, 1963, и др.). Но нет отечественных работ с описанием флоры или растительности ж.-д. насыпей или станций какой-либо области или хотя бы небольшого района или отрезка ж.-д. линии.

Между тем изучение растительного покрова железных дорог интересно во многих отношениях. Прежде всего по ним заносятся в другие области диаспоры тысяч видов растений, и в результате (вследствие натурализации и расселения некоторых видов) флора каждой области постоянно пополняется новыми, нередко хозяйственно полезными или вредными растениями; время их первоначального появления иногда важно своевременно заметить (для карантинной службы, познания истории флоры и т. д.). Изучение поведения различных видов и их сочетаний на откосах ж.-д. насыпей разных экспозиций, крутизны, высоты и возраста поможет разработке мер по укреплению откосов разных искусственных насыпей и других земляных сооружений путем посева и укладки дерна: это важно для хозяйственного использования таких видов и в других целях. Железные дороги являются также убежищами для многих полевых сорняков и иногда служат рефугиумами отдельных исчезающих аборигенных видов.

История исследования железнодорожной флоры

На Северо-Западе в 1837 г. была построена первая в России железная дорога общего пользования Петербург—Царское Село, продолженная в 1838 г. до Павловска (протяженностью 27 км).

Первые в России гербарные сборы на железной дороге были сделаны в 40-х годах прошлого века, а указания в ботанической литературе появились в 1860 г., когда Ф. И. Рупрехт во «Flora ingrica» сообщил о сборах в 1847 г. Кюлевейном «*prius juxta viam ferream Zarsko-Seliensem*» *Medicago falcata* (L.) Mill. и Кубаркиным «*ad viam ferream Sarscoseliensem*» *Tragopogon pratense* L.

Короткая Царскосельская дорога, построенная без балласта, не оказала влияния на появление новых в Петербургской губернии видов. Только с завершением в 1851 г. постройки двухпутной на балласте железной дороги Петербург—Москва здесь возник новый важный способ заноса адвентивных растений — по железным дорогам. Известно, что уже в начале 50-х годов XIX в. Кюлевейн собрал «*ad viam ferream Mosquensem*» *Sisymbrium altissimum* (Ruprecht, 1860).

Сведения в литературе о произрастании тех или иных видов на железных дорогах в XIX—первой четверти XX вв. крайне скудны. О находках одного—нескольких видов по железным дорогам северо-западных губерний сообщено в работах Н. Мартыанова (1873), И. Ф. Шмальгаузена (1878), К. Ф. Мейншаузена (Meinshausen, 1878), А. А. Антонова (1888), В. Л. Комарова (1896), Н. И. Пуринга (1898, 1900), Е. Исполатова (1899), В. Андреева и Е. Исполатова (1909). Во многих флористических работах того времени указаний на произрастание каких-либо видов по железным дорогам вообще нет.

Первым в России ученым, специально, исследовавшим флору железных дорог, был ботаник и врач Эдуард Леманн (Lehmann, 1895). Он провел многолетние наблюдения в Латвии. Леманн обратил внимание на возрастающую роль железных дорог в распространении растений и отметил, что места выгрузки вагонов, как места появления адвентивных видов, уже успешно конкурируют с местами выгрузки судов. Он указал также на влияние укладки дерна на откосах и характера растительности окружающей местности на состав железнодорожной флоры, на значение специального засеивания склонов семенами трав, характера и происхождения перевозимых грузов, тщательности в работе по уничтожению сорняков на станциях и степени непритязательности растений.

Первая мировая война, а затем революция и гражданская война привели к интенсивному перемещению больших человеческих масс (войска, беженцы, «мешочники» и др.) и грузов (продовольствие, фураж и др.), а также к запущенности больших культурных площадей и их засорению. В результате произошло массовое перемещение разных, главным образом южных растений в новые для них области и частичное закрепление

их там. На это обратил внимание М. И. Назаров (1927), наблюдавший в 1916—1920 гг. адвентивную флору в ряде губерний, преимущественно на железных дорогах; в частности, он собирал растения на станциях в Петрограде и Петрозаводске.

Распространение растений по железной дороге изучал также Д. И. Литвинов (1926). Осенью 1920 г. он обследовал адвентивную флору небольших ж.-д. станций Хибин (Кольский полуостров) и Олимпия (средняя Карелия). В 1921 и 1925 гг. он снова посетил ст. Хибин, затем просмотрел гербарий, собранный в 1917 г. у ст. Кандалакша М. А. Быковым. В составленном им списке из 44 видов, недавно занесенных по ж. д. и отсутствовавших в то время в соседних северных районах Финляндии, где железных дорог еще не было, большинство растений однолетники или двулетники, являющиеся на юге сорняками хлебных злаков.

Некоторые сведения о ж.-д. растениях ст. Каменогорск можно найти в статье Поркка (Porkka, 1926). В 1927 г. С. С. Ганешин сообщил о 10 видах, росших на ж.-д. насыпи в районе Луги в 1918—1925 гг., а Ю. Д. Цинзерлинг — о 4 видах. Райнио и Хилли (Rainio ja Hilli, 1928) обследовали заносную флору ст. Раяйоки на Карельском перешейке и сообщили о находке ряда редких и очень редких адвентивных видов.

В книге «География растительного покрова северо-запада европейской части СССР» Цинзерлинг (1932: 241) писал, что некоторые виды «удерживаются и от железных дорог расселяются в стороны, обогащая сорно-мусорную флору, а иногда проникают на поля и даже луга. В этом отношении интересна роль Мурманской железной дороги, вдоль которой на север проникает ряд луговых растений, начинающих распространяться и в сторону (например, *Festuca pratensis*)».

Немало сведений о встречаемости разных видов на железных дорогах современного северо-запада РСФСР имеется в Определителе растений Финляндии «Suomen kasvio» Хиитонена (Hiitonen, 1933). В конце 30-х и начале 40-х годов новые данные о флоре ж.-д. насыпей и, особенно, станций северо-запада Ленинградской обл. и южной Карелии сообщили в своих статьях финские ботаники Кантелл (Cantell, 1937), Линдберг (Lindberg, 1936), Эркамо (Erkamo, 1938), Фарегрстрём (Fagerström, 1940), Пертулла (Pertulla, 1943), Ялас (Jalas, 1945), Кютёниemi (Kytöniemi, 1945), Фарегрстрём и Лутер (Fagerström, Luther, 1945).

Во «Флоре Мурманской области» (1953—1966) встречаемость по железной дороге указана для 79 видов, а во «Флоре Ленинградской области» (1955—1965) — для 78 видов. Два вида, очень редких на железных дорогах Ленинградской обл., приведены в статье Т. Н. Гордеевой и Л. А. Кузнецова (1966).

В гербарии Ботанического института АН СССР имеются недавние сборы Н. Н. Цвелева с железных дорог Ленинградской и Псковской областей, а в гербарии Ленинградского университета хранятся растения, собранные преподавателями и студентами кафедры ботаники на железных дорогах в Ленинградской, Новгородской и Псковской областях.

В 1965—1970 гг. я специально обследовал флору ж.-д. насыпей и станций на северо-западе РСФСР. Обследование в Ленинградской обл. проводилось все эти годы (некоторые наблюдения сделаны и раньше), в Карелии — в 1967—1970 гг., в Мурманской обл. — в 1968—1970 гг., на западе Архангельской обл. — в 1968 и 1970 гг., в Новгородской обл. — в 1967—1970 гг., в Псковской обл. — в 1969—1970 гг., на ст. Бологое (Калининская обл.) — в 1969 г., в Вологодской обл. — в 1970 г. Было совершено около 180 экскурсий на станции и перегоны, во время которых пройдены сотни километров по железным дорогам, и, кроме того, проводились наблюдения с поездов. Отдельные наблюдения были затем проверены во время специальных поездок к замеченным с поезда местонахождениям редких видов. Наблюдения из вагона идущего поезда оказались достаточно эффективными и достоверными для многих хорошо различимых видов, особенно у станций, где поезд идет медленно. Некоторые

результаты исследований в Ленинградской обл. и на крайнем юге Карелии уже частично опубликованы (Гусев, 1968а, б).

Экологическая характеристика ж.-д. насыпей и ж.-д. парков в Финляндии подробно рассмотрена в работах Суоминена (1969а, б). Физические особенности насыпей и площадей ж.-д. парков (включая станционные складские территории) в Финляндии и характер воздействия на их растительный покров разных антропогенных факторов несомненно в основных чертах соответствуют таковым на северо-западе РСФСР, где такие исследования не проводились.

Современная флора железнодорожных насыпей и станций

На основании главным образом личных наблюдений, а также послевоенных гербарных сборов разных коллекторов, хранящихся в Ботаническом институте АН СССР, и сведений, имеющихся в послевоенной флористической литературе, мною составлен список видов дикорастущих сосудистых растений, растущих в Псковской, Новгородской, Ленинградской сосуд и Мурманской областях и в Карельской АССР на железнодорожных насыпях действующих линий, станционных путях и погрузочно-разгрузочных площадках. Здесь (ввиду ограниченного объема статьи) приведены только обычные на железных дорогах виды, а из редких только более интересные адвентивные. Виды, найденные только в прошлом (свыше 25 лет тому назад), а также флора ж.-д. кюветов (канав) и других частей железной дороги (резервов, выемок, кавальеров, станционных садов и т. д.), как и растения, посаженные на ж.-д. полотне, в статье не рассматриваются. Большинство видов понимается здесь в широком смысле.

Как видно из табл. 1, количество таксонов сильно уменьшается с юга на север. Богатство ж.-д. флоры Ленинградской обл. объясняется тем, что эта область крупнее двух других южных областей, имеет самую густую и старую ж.-д. сеть с наиболее интенсивным движением, и рядом других причин; к тому же ее флора изучена полнее.

ТАБЛИЦА 1

Количество основных таксонов во флоре ж.-д. насыпей и ж.-д. парков

Таксоны	Всего	Псковская обл.	Новгородская обл.	Ленинградская обл.	Южная Карелия ¹	Северная Карелия	Мурманская обл.
Семейства	68	63	62	67	56	49	39
Роды	296	269	248	282	206	167	141
Виды	581	470	430	526	375	296	233

Основные семейства: *Asteraceae* (80 видов) и *Poaceae* (71) — на их долю приходится 26% всей ж.-д. флоры. Значительна роль семейств: *Brassicaceae* (41 вид), *Fabaceae* (40), *Rosaceae* (39), *Caryophyllaceae* (29), *Lamiaceae* (28), *Scrophulariaceae* (23), *Polygonaceae* (16).

В общем на ж.-д. насыпях и станциях встречается более 1/3 всей дикорастущей флоры сосудистых растений Северо-Запада.

Флора ж.-д. насыпей перегонов вследствие их особых экологических условий существенно отличается от флоры ж.-д. парков, что видно из табл. 2 и 3. В таблицах цифрами указана частота встречаемости на железных дорогах: 5 — очень часто; 4 — часто; 3 — нередко; 2 — редко; 1 — очень редко.

¹ Под южной Карелией в статье понимается часть Карельской АССР, лежащая в подзоне средней тайги, под северной Карелией — средняя и северная части КАССР, лежащие в подзоне северной тайги, т. е. севернее станций Медвежья Гора и Аконъярви.

ТАБЛИЦА 2
Обычные растения ж.-д. насыпей

Виды	Жизнен- ная форма	Области					
		Псков- ская	Новго- родская	Ленин- градская	Южная Карелия	Северная Карелия	Мурман- ская
1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Equisetum arvense</i> L.	2/	5	5	5	5	5	5
<i>E. sylvaticum</i> L.	2/	4	4	4	5	5	5 ¹ —4
<i>Pinus sylvestris</i> L.	h	5	5	5	5	5	5
<i>Populus tremula</i> L.	h	4	4	5	5	5	5
<i>Salix caprea</i> L.	h	5	5	5	5	5	5
<i>S. nigricans</i> Sm.	h	4	5	5	5	5	5
<i>S. phylicifolia</i> L.	h	4	4	4	5	4	4
<i>Alnus incana</i> (L.) Moench	h	4	4	4	4	3	2
<i>Betula pubescens</i> Ehrh.	h	5	5	5	5	5	5
<i>Urtica dioica</i> L.	2/	5	5	5	4	3	2
<i>Rumex acetosa</i> L.	2/	5	5	5	5	4—3	3
<i>R. acetosella</i> L.	2/	5	5	5	5	5	5
<i>Cerastium holosteoides</i> Fries . .	2/	4	4	4	4	4	3
<i>Stellaria graminea</i> L.	2/	5	5	5	5	5	5
<i>Ranunculus acris</i> L.	2/	5	5	5	5	5	4—3
<i>R. auricomus</i> L.	2/	5	5	5	4	3—2	—
<i>Trollius europaeus</i> L.	2/	4	4	4	4	2	1
<i>Hypericum maculatum</i> Crantz . .	2/	4	4	4	3	2	—
<i>Barbarea vulgaris</i> R. Br.	⊙	5	5	5	4	3	3—2
<i>Bunias orientalis</i> L.	⊙2/	4	4	4—3	2	2	1
<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim. .	2/	4	4	4	4	2	1
<i>Fragaria vesca</i> L.	2/	5	5	5	4	3—2	2
<i>Geum rivale</i> L.	2/	5	5	5	5	3—2	2
<i>Potentilla argentea</i> L.	2/	4	4	4	4	2	2
<i>Rubus idaeus</i> L.	h	5	5	5	5	5	4—3
<i>R. saxatilis</i> L.	2/	5	5	5	4	4—3	2
<i>Lathyrus pratensis</i> L.	2/	5	5	5	4	4	4—3
<i>Melilotus alba</i> Medic.	⊙	5	5	5	4	2	2
<i>Trifolium medium</i> L.	2/	4	4	4	4	3—2	1
<i>T. pratense</i> L.	2/	5	5	5	5	5	5—4
<i>T. repens</i> L.	2/	4	4	4	4	4	4
<i>Vicia cracca</i> L.	2/	5	5	5	5	5—4	4
<i>V. sepium</i> L.	2/	5	5	5	5	4—3	2—1
<i>Geranium sylvaticum</i> L.	2/	4	4	4	4	4	3
<i>Viola canina</i> L.	2/	4	4	4	3	2	1
<i>Chamaenerium angustifolium</i> (L.) Scop.	2/	5	5	5	5	5	5
<i>Aegopodium podagraria</i> L.	2/	5	5	5	4—2	—	—
<i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm. .	⊙2/	5	5	5	5	3	2
<i>Carum carvi</i> L.	⊙	5	5	5	4	2	2—1
<i>Heracleum sibiricum</i> L.	⊙2/	5	5	5	5	4	3—2
<i>Pimpinella saxifraga</i> L.	2/	5	5	5	4	4	3—2
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> L.	h	5	5	5	5	5	5
<i>Lysimachia vulgaris</i> L.	2/	4	4	4	4—3	2	—
<i>Galium boreale</i> L.	2/	4	4	4	4	3—2	2
<i>G. mollugo</i> L.	2/	5	5	5	5—4	4	4—3
<i>Convolvulus arvensis</i> L.	2/	5	4	4	3	2—1	—
<i>Myosotis arvensis</i> (L.) Hill . . .	⊙	4	4	4	4	2	1
<i>Linaria vulgaris</i> Mill.	2/	5	5	5	5	5—4	3—2
<i>Veronica chamaedrys</i> L.	2/	5	5	5	4	2	2
<i>Plantago media</i> L.	2/	5	5	5	5	3	3—2
<i>Knautia arvensis</i> (L.) Coult. . .	2/	5	5	5	5—4	3	2—1
<i>Campanula rotundifolia</i> L.	2/	4	4	4	4	4	3
<i>Achillea millefolium</i> L.	2/	5	5	5	5	5	5
<i>A. ptarmica</i> L.	2/	4	4	4	3	2	2
<i>Antennaria dioica</i> (L.) Gaertn. .	2/	4	4	4	4	4	4
<i>Artemisia campestris</i> L.	2/	5	5	5	4	4—3	3—1
<i>A. vulgaris</i> L.	2/	5	5	5	5	4	4—3
<i>Centaurea jacea</i> L.	2/	5	5	5	5—4	4	3

¹ Первая цифра указывает частоту встречаемости на юге области, вторая — на севере.

ТАБЛИЦА 2 (продолжение)

Виды	Жизнен- ная форма	Области					
		Псков- ская	Новго- родская	Ленин- градская	Южная Карелия	Северная Карелия	Мурман- ская
1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Cirsium arvense</i> (L.) Scop.	2/	5	5	5	4	3	2
<i>C. heterophyllum</i> (L.) Hill	2/	5	5	5	5	4	4
<i>Erigeron acer</i> L.	☺2/	4	4	4	4	3	2
<i>Hieracium pilosella</i> L.	2/	4	4	4	4—3	—	—
<i>H. umbellatum</i> L.	2/	5	5	5	5	5	5—4
<i>H. vulgatum</i> Fries	2/	4	4	4	4	3	—
<i>Leontodon autumnalis</i> L.	2/	5	5	5	5	5	5
<i>Leucanthemum vulgare</i> Lam.	2/	4	4	4	4	3	3—2
<i>Solidago virgaurea</i> L.	2/	5	5	5	5	5	5
<i>Tanacetum vulgare</i> L.	2/	5	5	5	5	5	4—3
<i>Taraxacum officinale</i> Web. ex Wigg.	2/	5	5	5	5	5	4
<i>Tragopogon pratensis</i> L.	☺	4	4	4	3	1	1
<i>Tussilago farfara</i> L.	2/	5	5	5	5	3	3
<i>Luzula multiflora</i> (Ehrh.) Lej.	2/	4	4	4	4	4	3—2
<i>L. pilosa</i> (L.) Willd.	2/	4	4	4	4	4—3	1
<i>Agrostis tenuis</i> Sibth.	2/	5	5	5	5	5	5
<i>Alopecurus pratensis</i> L.	2/	5	5	5—4	4—3	2	2—1
<i>Anthoxanthum odoratum</i> L.	2/	5	5	5	5	4	4
<i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth	2/	5	5	5	5	4	3
<i>Dactylis glomerata</i> L.	2/	5	5	5	4	2	1
<i>Deschampsia caespitosa</i> (L.) Beauv.	2/	5	5	5	5	5	5
<i>D. flexuosa</i> (L.) Trin.	2/	4	5	5	5	4	4
<i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski	2/	5	5	5	5	5	4—3
<i>Festuca ovina</i> L.	2/	5	5	5	5	5	5
<i>F. pratensis</i> L.	2/	5—4	4	4	3	2—1	—
<i>F. rubra</i> L.	2/	5	5	5	5	5	5
<i>Phleum pratensis</i> L.	2/	5	5	5	5	3—2	—
<i>Poa palustris</i> L.	2/	5	5	5	5	3—2	2
<i>P. pratensis</i> L.	2/	5	5	5	5	4	3
<i>Zerna inermis</i> (Leyss.) Lindm.	2/	5	5	5	5	3	3—2

Ниже перечислены виды, встречающиеся на насыпях довольно часто. Области произрастания указаны номерами граф табл. 2; цифра в скобках показывает, что в данной области вид встречается редко или очень редко.

Pteridium aquilinum (L.) Kuhn — 3—6(7); *Picea abies* (L.) Karst. — 3—6(7); *S. livida* Wahlb. — 3—6; *Betula nana* L. — (4—6) 7, 8; *B. pendula* Roth — 3—5 (6); *Rumex confertus* Willd. — 3—7 (8); *Arenaria serpyllifolia* L. — 3—5 (6—8); *Melandrium album* (Mill.) Garcke — 3—5 (6, 7); *Stellaria holostea* L. — 3—6; *Viscaria vulgaris* Bernh. — 3—6 (7); *Chenopodium album* L. — 3—6 (7, 8); *Anemone nemorosa* L. — 3—5 (6); *Ranunculus repens* L. — 3—6 (7, 8); *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. — 3—5; *Berteroa incana* (L.) DC. — 3—5 (6—8); *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medic. — 3—6, (7, 8); *Erysimum hieracifolium* L. — (3—4) 5—8; *Turritis glabra* L. — 3—6; *Sedum acre* L. — 3—6; *Alchemilla baltica* Sam. ex Juz. — 3—7; *A. monticola* Opiz — 3—6; *Malus domestica* Borkh. — 3—7; *Padus racemosa* (Lam.) Gilib. — 3—6 (7); *Potentilla erecta* (L.) Rauschel — 3—6 (7); *P. intermedia* L. — 3—5 (6, 7); *Rosa majalis* Herrm. — 3—6 (7); *Sorbus aucuparia* L. — 3—8; *Lotus corniculatus* L. — 3—6 (7, 8); *Medicago falcata* L. — 3—5 (6, 7); *M. lupulina* L. — 3—5 (6—8); *Trifolium hybridum* L. — 3—8; *T. montanum* L. — 3—5 (6, 7); *Euphorbia esula* L. — 3—5 (6—8); *Viola arvensis* Murr. — 3—6 (7); *Angelica sylvestris* L. — 3—7; *Pastinaca sativa* L. — 3, 6; *Arctostaphylos uva-ursi* L. — 3—8; *Vaccinium myrtillus* L. — 3—8; *Calluna vulgaris* (L.) Hill — 3—8; *Galium uliginosum* L. — 3—8; *G. verum* L. — 3—5 (6—8); *Acinos arvensis* (Lam.) Dandy — 3—5 (6, 8); *Galeopsis ladanum* L. — 3—5 (6, 8); *Glechoma hederacea* L. — 3—5 (6); *Lamium album* L. — 3—5; *Prunella vulgaris* L. — 3—7 (8); *Melandrium nemorosum* L. — 3—6; *M. pratense* L. — 3—6 (7—8);

ТАБЛИЦА 3
Обычные растения ж.-д. парков
(частота встречаемости указана по пятибалльной системе)

Виды	Жизнен- ная форма	Области					
		Псков- ская	Новго- родская	Ленин- градская	Южная Карелия	Северная Карелия	Мурман- ская
1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Equisetum arvense</i> L.	2/	5	5	5	5	5	5
<i>Betula pendula</i> Roth	h	4	4	4	3	3	1
<i>Urtica dioica</i> L.	2/	5	5	5	5	5	4—3
<i>Polygonum aviculare</i> L.	○	5	5	5	5	5	4—3
<i>P. lapathifolium</i> L.	○	4	5	5	4	3	2
<i>Rumex acetosella</i> L.	2/	5	5	5	5	5	5
<i>R. longifolius</i> DC.	2/	4	4	4	4	4	4—3
<i>Cerastium holosteoides</i> Fries	2/	4	4	4	4	4	3
<i>Sagina procumbens</i> L.	2/	4	4	4	4	4	3—2
<i>Spergula arvensis</i> L.	○	4	4	4	4	4—3	3
<i>Stellaria graminea</i> L.	2/	4	4	4	4	4	3
<i>Chenopodium album</i> L.	○	5	5	5	4	4	2
<i>Ranunculus repens</i> L.	2/	4	4	4	4	3	3
<i>Barbarea vulgaris</i> R. Br.	○	4	4	4	4	3	3
<i>Berteroa incana</i> (L.) DC.	○	4	4	4	3	3	2
<i>Capsella bursa-pastoris</i> (L.) Medic.	○	5	5	5	5	4	3
<i>Descurainia sophia</i> (L.) Webb. ex Prantl	○	4	4	4	4	3	2
<i>Lepidium densiflorum</i> Schrad.	○	4	3?	4	4—3	1	—
<i>Rorippa islandica</i> (Oeder) Borbas	○	4	4	5	5	4	4
<i>Potentilla argentea</i> L.	2/	4	4	4	4	3—2	1
<i>Lathyrus pratensis</i> L.	2/	4	4	4	4	3	1
<i>Melilotus alba</i> Medic.	○	5	5	5	5—4	3—2	1
<i>M. officinalis</i> (L.) Pall.	○	4	4	4	2	1	1
<i>Trifolium pratense</i> L.	2/	5	5	5	5	5—4	3
<i>T. repens</i> L.	2/	5	5	5	5	4	3
<i>Vicia cracca</i> L.	2/	5	5	5	5	4	3
<i>Chamaenerion angustifolium</i> (L.) Scop.	2/	5	5	5	5	5	5
<i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm.	○	4	4	4	4	2	1
<i>Carum carvi</i> L.	○	4	4	4	3	1	1
<i>Heracleum sibiricum</i> L.	○	4	4	4	4	3	2
<i>Galium mollugo</i> L.	2/	4	4	4	4	3	2
<i>Chaenorhinum viscidum</i> (Moench) Simk.	○	4	4	4—3	1	1	1
<i>Linaria vulgaris</i> Mill.	2/	5	5	5	5	4—3	2
<i>Plantago major</i> L.	2/	5	5	5	5	4	3
<i>Achillea millefolium</i> L.	2/	5	5	5	5	5	5
<i>Arctium tomentosum</i> Mill.	○	4	4	4	4—3	2—1	1
<i>Artemisia vulgaris</i> L.	2/	5	5	5	5	4	2
<i>Cirsium arvense</i> (L.) Scop.	2/	5	5	5	5	4—3	2
<i>Crepis tectorum</i> L.	○	4	4	4	4	2	1
<i>Leontodon autumnalis</i> L.	2/	5	5	5	5	5	4
<i>Matricaria matricarioides</i> (Less.) Porter	○	5	5	5	5	5	5—4
<i>Senecio viscosus</i> L.	○	4	4	5	4—3	2	—
<i>S. vulgaris</i> L.	○	5	5	5	5	4—3	2
<i>Tanacetum vulgare</i> L.	2/	4	4	4	4	3	2
<i>Taraxacum officinale</i> Web. ex Wigg.	2/	5	5	5	5	5—4	3
<i>Tripleurospermum inodorum</i> (L.) Sch. Bip.	○	5	5	5	5	4—3	2
<i>Tussilago farfara</i> L.	2/	5	5	5	4	4—3	3
<i>Agrostis tenuis</i> Sibth.	2/	5	5	5	5	5	5
<i>Alopecurus pratensis</i> L.	2/	4	4	4	4	2	1
<i>Calamagrostis epigetos</i> (L.) Roth	2/	5	5	5	5	4—3	3
<i>Dactylis glomerata</i> L.	2/	4	4	4	3	2	1
<i>Deschampsia caespitosa</i> (L.) Beauv.	2/	4	4	4	5	5	5
<i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski	2/	5	5	5	5	5	4
<i>Festuca pratensis</i> L.	2/	4	4	4	4—2	1	1
<i>F. rubra</i> L.	2/	5	5	5	5	5	5

ТАБЛИЦА 3 (продолжение)

Виды	Жизнен- ная форма	Области					
		Псков- ская	Новго- родская	Ленин- градская	Южная Карелия	Северная Карелия	Мурман- ская
1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Phleum pratense</i> L.	2/	5	5	5	5	3—2	—
<i>Poa annua</i> L.	⊙⊙	5	5	5	4	4—3	3
<i>P. compressa</i> L.	2/	4	4	4	3	2	1
<i>P. palustris</i> L.	2/	5	5	5	4	3—2	1
<i>P. pratensis</i> L.	2/	4	4	4	4	4—3	2
<i>Puccinellia distans</i> (L.) Parl.	2/	4	4	4	4	4—3	1
<i>Secale cereale</i> L.	⊙	4	4	4	4	3	2
<i>Triticum aestivum</i> L.	⊙	4	4	4	3	2	2
<i>Zerna inermis</i> (Leyss.) Lindm.	2/	4	4	4	4	3—2	1

Rhinanthus vernalis (Zing.) Schischk. et Serg. — 3—5 (6); *Veronica officinalis* L. — 3—6; *V. serpyllifolia* L. — 3—6 (7); *Plantago lanceolata* L. — 3—5 (6—8); *P. major* L. — 3—6 (7); *Valeriana officinalis* L. — 3—5; *Campanula glomerata* L. — 3—7 (8); *C. patula* L. — 3—6; *Arctium tomentosum* Mill. — 3—5 (6); *Artemisia absinthium* L. — 3—6 (7); *Centaurea phrygia* L. — 5—7; *C. scabiosa* L. — 3—6 (7); *Cirsium oleraceum* (L.) Scop. — 3—5; *C. vulgare* (Savi) Ten. — 3—5 (6); *Crepis tectorum* L. — 3—6 (7); *Gnaphalium sylvaticum* L. — 3—6 (7); *Hieracium praealtum* Vill. — 3—6; *Sonchus arvensis* L. — 3—6; *Convallaria majalis* L. — 3—6; *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth — 3—6 (7); *C. purpurea* (Trin.) Trin. — 3—8; *Helictotrichon pubescens* (Huds.) Pilger — 3—5; *Melica nutans* L. — 3—7; *Phleum alpinum* L. — 7—8; *Phragmites communis* Trin. — 3—6 (7—8); *Poa compressa* L. — 3—5 (6—8); *P. nemoralis* L. — 3—6 (7, 8); *Secale cereale* L. — 3—6 (7, 8); *Carex acuta* L. — 3—8; *C. leporina* L. — 3—7; *C. nigra* (L.) Reichard — 3—7 (8); *Scirpus sylvaticus* L. — 3—6 (7).

Как видно из табл. 2 и следующего за ней списка, на насыпях господствуют травянистые многолетники из сем. *Asteraceae* и *Poaceae*; много видов *Fabaceae*, *Rosaceae* и *Apiaceae*.

Как видно из табл. 2 и 3, на станциях участие однолетников и двулетников значительно больше, чем на насыпях перегонов. Кроме господствующих *Poaceae* и *Asteraceae*, здесь много видов *Fabaceae*, *Brassicaceae*, *Caryophyllaceae* и *Polygonaceae*.

Нередко (а местами и часто) встречаются на станциях следующие виды (области произрастания указаны номерами граф табл. 3): *Pinus sylvestris* — 3—8; *Salix caprea* L. — 3—8; *Betula pubescens* — 3—8; *Polygonum convolvulus* L. — 3—6 (7, 8); *Rumex thyrsiflorus* Fingerh. — 3—5 (6, 7); *Spergularia rubra* (L.) J. et C. Presl — 3—7 (8); *Stellaria media* (L.) Vill. — 3—8; *Chenopodium viride* L. — 3—8; *Amaranthus retroflexus* L. — 3—5 (6); *Ranunculus acris* — 3—6 (7, 8); *Lepidium rudemale* L. — 3—5 (6, 8); *Neslia paniculata* (L.) Desv. — 3—5 (6—8); *Sinapis arvensis* L. — 3—7 (8); *Sisymbrium altissimum* L. — 3—6 (7); *S. loeselii* L. — 3—6 (7, 8); *S. officinale* (L.) Scop. — 3—5 (6); *S. volgense* Bieb. ex E. Fourn. — 5 (3, 4, 6—8); *Potentilla intermedia* — 3—5 (6, 7); *P. norvegica* L. — 3—6 (7); *Medicago falcata* — 3—5 (6, 7); *M. lupulina* — 3—5 (6—8); *Trifolium hybridum* — 3—6 (7, 8); *T. montanum* — 3, 5 (4, 6); *Euphorbia esula* — 3—5 (6, 7); *Viola arvensis* Murr. — 3—6 (7); *Aegopodium podagraria* — 3—5; *Pastinaca sativa* — 3—5; *Lappula myosotis* Moench — 3—5 (6, 8); *Veronica chamaedrys* — 3—6 (7, 8); *Campanula rotundifolia* — 3—6 (7); *Achillea ptarmica* — 3—6 (7); *Artemisia campestris* — 3—6 (7, 8); *Centaurea jacea* — 3—6 (7, 8); *C. scabiosa* — 3—6 (7); *Cichorium intybus* L. — 3—5 (6, 7); *Cirsium heterophyllum* — 3—8; *C. vulgare* — 3—5 (6, 7); *Erigeron acer* L. — 3—6 (7); *E. canadensis*

sis L. — 3—5 (6); *Gnaphalium uliginosum* L. — 3—6; *Helianthus annuus* L. — 3—7 (8); *Solidago virgaurea* — 3—8; *Juncus bufonius* L. — 3—8; *Alopecurus geniculatus* L. — 3—7; *Avena sativa* L. — 3—8; *Bromus mollis* L. — 3—5; *Deschampsia flexuosa* (3—5) 6—8; *Festuca ovina* — 3—8; *Panicum milliaceum* L. — 3—5 (6); *Setaria viridis* (L.) Beauv. — 3—5 (6, 7).

Флора ж.-д. насыпей и станций Финляндии, как это видно из работ Суоминена (1969а, б), весьма похожа на флору ж.-д. насыпей и станций Ленинградской обл. и южной Карелии (особенно в их западной части), но значительно отличается от таковой в северной Карелии и, особенно, в Мурманской обл., где многие обычные на юге виды становятся редкими: *Arctium tomentosum*, *Berteroa incana*, *Carum carvi*, *Cirsium arvense*, *Dactylis glomerata*, *Festuca pratensis*, *Melilotus alba*, *M. officinalis*, *Phleum pratense*, *Senecio viscosus* и др.

Травянистые многолетники составляют более половины видового состава всей ж.-д. флоры, что видно из табл. 4.

ТАБЛИЦА 4
Распределение видов по жизненным формам

Жизненная форма	Всего видов	Количество видов в областях					
		Псковская	Новгородская	Ленинградская	южная Карелия	северная Карелия	Мурманская
т	25	23	25	22	15	13	10
т	40	26	29	30	19	20	15
2	319	256	235	282	207	170	137
⊙ 2	10	9	8	10	10	8	6
⊙	33	29	22	32	16	10	8
⊙ ⊙	48	35	33	47	37	16	22
⊙	106	92	78	102	71	49	35

Наибольшее обилие на насыпях имеют *Calamagrostis epigeios*, *Chamaenerion angustifolium*, *Equisetum arvense*, *Deschampsia flexuosa*, *Festuca rubra*, *Zerna inermis*. В большом обилии на сильно утаптываемых местах ж.-д. парков растут *Matricaria matricarioides*, *Polygonum aviculare*, *Trifolium repens*, *Plantago major*, а на слабо утаптываемых местах — *Artemisia vulgaris*, *Taraxacum officinale*, *Elytrigia repens*, *Rumex acetosella*, *Achillea millefolium*, *Chamaenerion angustifolium*, *Equisetum arvense*, *Chenopodium album*. Состав и обилие видов меняются в зависимости от высоты и возраста насыпи, экспозиции склона, характера окружающей растительности и многих других экологических и исторических причин.

Расселение адвентивных растений по железным дорогам

В состав флоры железных дорог входят как аборигенные (коренные), так и адвентивные (пришлые) виды. Так как иногда очень трудно отличить давно занесенные человеком натурализовавшиеся и расселившиеся виды от аборигенных, некоторые виды отнесены к той или другой категории предположительно.

На железных дорогах преобладают аборигенные виды, которые обычно имеют также наибольшее обилие и покрытие на склонах насыпей. Ж.-д. насыпи являются для аборигенных видов не только местом поселения, но и путями, по которым они движутся и преодолевают различные естественные преграды (болота, леса, озера и т. п.), что приводит к смешению изолированных популяций и к выдвиганию видов за пределы их ареалов. Вследствие этого многие аборигенные в одних областях (или их частях) виды являются (несомненно или вероятно) адвентивными в других областях (или частях той же области).

В табл. 5 показано участие основных семейств в адвентивной ж.-д. флоре разных областей.

Как видно из табл. 5, наибольшее участие в адвентивной флоре на железных дорогах Северо-Запада принимают сем. *Asteraceae*, *Brassicaceae* и *Poaceae*. На 8 семейств приходится 70—78% адвентивной флоры той или иной области.

ТАБЛИЦА 5

Распределение адвентивных видов по семействам

Семейства	Число адвентивных видов в областях					
	Псковская	Новгородская	Ленинградская	южная Карелия	северная Карелия	Мурманская
<i>Asteraceae</i>	29	25	32	31	22	20
<i>Brassicaceae</i>	23	21	30	22	16	19
<i>Poaceae</i>	21	18	25	20	15	11
<i>Fabaceae</i>	13	10	17	13	10	9
<i>Chenopodiaceae</i>	10	7	12	5	4	4
<i>Lamiaceae</i>	10	5	10	7	4	5
<i>Rosaceae</i>	8	9	9	6	7	3
<i>Caryophyllaceae</i>	4	3	5	6	7	7
Другие	41	42	46	27	27	33
Всего	159	140	186	137	112	111

Большинство адвентивных видов занесено с юга из лесостепных, степных и южных лесных областей европейской части СССР. Имеется немало западноевропейских видов. 15 видов американского происхождения; встречаются также сибирские (например, *Sambucus racemosa* L.) и дальневосточный (*Rosa rugosa* Thunb.) виды.

Как видно из табл. 6, в южных областях среди адвентивных видов больше всего однолетников, а на севере — травянистых многолетников. Это и понятно: у многих терофитов в подзонах северной тайги и лесотундры семена не вызревают или вызревают не каждый год. Адвентивные виды иногда преобладают над аборигенными (по числу видов, обилию, покрытию) на станциях, а редкие адвентивные виды большей частью встречаются только здесь. Это объясняется прежде всего тем, что на станциях выгружается большая часть привезенных издалека диаспор; кроме того, здесь имеется много свободных от растительности площадей (где отсутствует конкуренция) и защищенных от ветра участков (где снежный покров не сдувается); имеет значение и наличие на станциях садов и цветников, откуда семена интродуцированных растений и сорняков попадают на железнодорожное полотно.

Некоторые натурализовавшиеся виды встречаются в настоящее время преимущественно или только на железных дорогах. К ним относятся: *Chaenorrhinum viscidum*, *Lepidium densiflorum*, *Plantago indica* L., *Artemisia austriaca* Jacq. (см. рисунок), *Anisantha tectorum* (L.) Nevski, *Potentilla bifurca* L., *Alyssum desertorum* Stapf и др. Но многие из них впервые на Северо-Западе появились на местах выгрузки корабельного балласта и грузов в портах и у пристаней, например *Sysimbrium volgense*, *Diploaxis muralis* (L.) DC., *Oenothera biennis* sp. coll.

Некоторые не натурализовавшиеся виды систематически заносятся и встречаются на ж.-д. станциях (реже на насыпях): *Salsola pestifera* Nels., *Cyclachaena xanthifolia* (Nutt.) Fresen, *Helianthus annuus*, *Sorghum saccharatum* (L.) Pers., *Armeniac vulgaris* Lam.

Особый интерес представляют антропохоры, занесенные человеком недавно, но вполне натурализовавшиеся и быстро расселяющиеся по железным дорогам, в основном на север. В XIX в. в Петербургской губернии стали быстро расселяться по железным дорогам занесенные сюда

ТАБЛИЦА 6

Распределение адвентивной флоры железных дорог
по жизненным формам

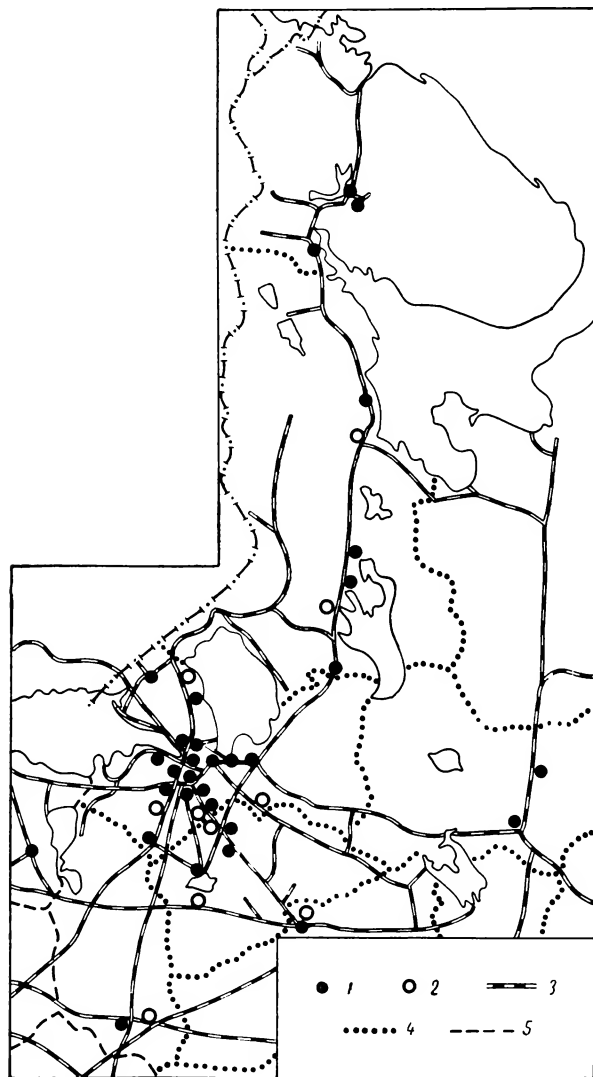
Жизнен- ная форма	Количество видов в областях					
	Псковская	Новгород- ская	Ленинград- ская	южная Карелия	северная Карелия	Мурманская
⊙	63	52	74	53	38	30
⊙⊙	22	17	34	29	21	23
⊙⊙	16	15	17	11	8	8
⊙⊙ ₂	2	1	3	5	4	3
2 ₂	42	30	45	35	38	46
h	6	3	8	—	—	—
h	6	6	6	4	3	1

в XVIII—XIX вв. *Berteroa incana*, *Bunias orientalis*, *Medicago falcata*, *Melilotus alba*, *M. officinalis*, *Euphorbia esula*, *Galium verum*, *Convolvulus arvensis*, *Erigeron canadensis*, *Matricaria matricarioides*, *Senecio viscosus*. В первой половине XX в. в Ленинградской обл. по железным дорогам распространились занесенные в XIX—XX вв.: *Saponaria officinalis* L., *Alyssum desertorum*, *Lepidium densiflorum*, *Chaenorhinum viscidum*, *Senecio viscosus*. В XX в., после постройки Мурманской железной дороги, в северную Карелию и на Кольский полуостров пришло много видов, среди них: *Berteroa incana*, *Bunias orientalis*, *Sinapis arvensis*, *Potentilla argentea*, *Lotus corniculatus*, *Medicago lupulina*, *Melilotus alba*, *M. officinalis*, *Linaria vulgaris*, *Anthemis tinctoria*, *Artemisia absinthium*, *A. campestris*, *A. vulgaris*, *Knautia arvensis*, *Centaurea jacea*, *Matricaria matricarioides*, *Tragopogon pratense*. Некоторые прибрежные виды (с берегов морей и крупных озер) проникают по железным дорогам в глубь территории (*Puccinellia distans*, *Leymus arenarius* [L.] Hochst., *Plantago maritima* L.).

Особенно быстро расселился *Sisymbrium volgense*, указанный во «Флоре Ленинградской области» только в районе Ленинградского морского порта. По моим наблюдениям, этот вид уже широко распространился по железным дорогам западной половины области и найден мною в Карелии, Мурманской, Новгородской, Псковской и Вологодской областях (см. карту). Быстро расселяется (и не только по железным дорогам) *Euphorbia esula*: она уже обычна в Карелии, и я впервые нашел ее в 1968 г. в Мурманской обл., на железной дороге южнее Кандалакши, а 2 VIII 1970 — близ ст. Зашеек (во «Флоре Мурманской области» сем. *Euphorbiaceae* отсутствует). Больше всего с юга на север движется представителей *Brassicaceae*, *Asteraceae*, *Poaceae* и *Fabaceae*.

В заключение сообщаю о некоторых новинках адвентивной флоры рассматриваемых областей. Во время обследования флоры железных дорог и различных рудеральных участков я нашел несколько новых для этих областей видов. В Ленинградской обл. мною найдены *Agropyron imbricatum* (Bieb.) Roem. et Schult. и *Onosma tinctorium* Bieb. — на откосе шоссе у моста через р. Пашу у поселка Пашский Перевоз (8 VII 1968); *Brassica elongata* Ehrh. — там же и у моста через р. Волхов, близ автостанции Мостопоезд (кроме того, я видел гербарный экземпляр, собранный Н. Н. Цвелевым в 1959 г. в известковом карьере близ ст. Елизаветино); *Corispermum marschallii* Stev. — в Ленинграде на путях близ ст. Броневая (10 IX 1967); *Kochia scoparia* (L.) Schrad. — на ж.-д. полотне станций Будогощь (21 IX 1966) и Молосковицы (16 IX 1967); *Galium articulatum* Lam. — у подножья ж.-д. насыпи на ст. Луга (23 V 1970); *Sorghum saccharatum* (L.) Pers. — на территории ряда ж.-д. парков в Ленинграде и на ст. Сиверская. В Карелии на ст. Кондопога 11 и 12 VIII 1968 мною найдены *Achillea micrantha* Willd., *Agropyron imbricatum* и *Amaranthus albus* L.; *Armeniacia vulgaris* Lam. найдена в 1967—1968 гг. на ж.-д. полотне многих станций (Сережа, Надвойцы и др.); *Borago officinalis* L. — оди-

чало в палисаднике в пос. Сосновец (1 IX 1968); *Centaurea diffusa* Lam.— на ж.-д. насыпи в 4 км севернее ст. Беломорск (31 VIII 1968). В Мурманской обл., кроме вышеупомянутой *Euphorbia esula*, мною впервые найдены *Sisymbrium volgense* — на ж.-д. насыпях на ст. Титан (1—3 VIII 1968), а также на 1147-м и 1119-м км Мурманской железной



Местонахождения двух адвентивных видов, быстро расселяющихся по железным дорогам.

1 — *Sisymbrium volgense* Bieb. ex E. Fourn.; 2 — *Artemisia austriaca* Jacq.; 3 — железные дороги; 4 — границы областей; 5 — границы союзных республик.

дороги — севернее ст. Апатиты (30 VII 1970); восточнее ст. Апатиты 30 VII 1970 найдена *Lactuca tatarica* (L.) С. А. Меу. *Amaranthus blitoides* Wats. впервые найден мною в Ленинградской обл., на ж.-д. полотне ст. Гатчина—Варшавская 17 IX 1967, и в Московской обл. — в Москве на ст. Ленинградская, на насыпи под мостом 30 VI 1967; впервые в Псковской обл. в 1969 г. на ж.-д. полотне найдены *Sisymbrium volgense* — ст. Новосокольники, 21 VII и *Melilotus wolgicus* — ст. Псков, 31 VIII.

ЛИТЕРАТУРА

Андреев В. и Е. Исполатов. (1909). Дополнения к флоре Псковской губернии за время с 1899 г. по 1907 г. Тр. Бот. сада имп. Юрьевск. унив., 9, 3—4. — Антонов А. С. (1888). Материалы к флоре Новгородской губернии. Тр. СПб. общ. естествоисп., отд. бот., XIX. — Белозеров П. И. (1960). О распространении некоторых видов сорных растений на северо-восток европейской части СССР. Бот. журн., 45, 8 — Ганешин С. С. (1927). Краткая история и результаты исследования флоры и растительности Лужского уезда Ленинградской губ. Тр. Ленингр. общ. изуч. местн. края, I. — Гордеева Т. Н. и Л. А. Кузнецов. (1966). Заметки о лужской флоре. Уч. зап. Лен. пед. инст. им. А. И. Герцена, 310. — Гусев Ю. Д. (1968a). Новые и редкие адвентивные растения ленинградской и карельской флоры. Бот. журн., 53, 2. — Гусев Ю. Д. (1968b). Изменение рудеральной флоры Ленинградской области за 200 лет. Бот. журн., 53, 11. — Дорогостайская Е. В. (1963). Опыт характеристики рудеральной и сорной растительности города Воркуты и его окрестностей. Бот. журн., 48, 7. — Исполатов Е. (1899). Ботанико-географические исследования в Псковской губернии за лето 1898 года. Тр. СПб. общ. естествоисп., XXIX, 3. — Комаров В. Л. (1896). Дополнение к списку растений западных уездов Новгородской губернии. Тр. СПб. общ. естествоисп. XXVI. — Курилин М. П. (1873). Список растений, собранных в окрестностях Нарвы, Гдова и Ямбурга в 1871 г. Тр. СПб. общ. естествоисп., IV. — Литвинов Д. И. (1926). О южных заносных растениях на северных станциях Мурманской железной дороги. Изв. АН СССР, сер. 6, XX. — Мартынов Н. (1873). Список растений окрестностей Царского села, найденных в 1868, 1869, 1870 и 1871 гг. Тр. СПб. общ. естествоисп., IV, 1. — Назаров М. И. (1927). Адвентивная флора средней и северной части РСФСР за время войны и революции. Изв. Главн. бот. сада, XXVI, 3. — Пуринг Н. И. (1898). Очерк растительности западной части Псковской губернии (системы р. Великой и Псковского озера). Тр. СПб. общ. естествоисп., XXVIII, 3. — Пуринг Н. И. (1900). Исследования флоры Псковской губ. за 1899 и 1900 гг. Тр. СПб. общ. естествоисп., XXX, 3. — Флора Ленинградской области. (1955—1965). I—IV. — Флора Мурманской области. (1953—1966). I—V. — Цинзерлинг Ю. Д. (1927). Материалы по сорной растительности Лужского уезда Ленинградской губ. Зап. по семеноведению, I, 3. — Цинзерлинг Ю. Д. (1932). География растительного покрова северо-запада европейской части СССР. Тр. Геоморф. инст., сер. физ.-геогр., 4. — Шмальгаузен И. Ф. (1878). Список растений, собранных в Лужском и Гдовском уездах в течение лета 1872 года. Тр. СПб. общ. естествоисп., IX. — Almqvist E. (1957). Järnvägsfloristiska notiser. Ett apropo till järnvägsjubileet. Svensk Bot. Tidskr., 51. — Cantell S. (1937). Satunnaiskasveja Perkjärven asemalla. Luonnon Ystäv., 41. — Erkamo V. (1938). Havaintoja satunnaiskasvistosta erällä rautatieasemillamme. Memoranda Soc. Fauna et Flora Fenn., 13. — Fagerström L. (1940). Ett bidrag till kännedomen om vegetation och flora i Terijoki socken på Karelska näset. Memoranda Soc. Fauna et Flora Fenn., 15. — Fagerström L. ja M. Jakkola. (1960). Lounais-Hämeen ratapihojen ja ratavallien kasvistosta. Lounais-Hämeen Luonto, 8. — Fagerström L., H. Luther. (1945). Ruderatväxter från Petrosloi bangård sommaren 1943. Memoranda Soc. Fauna et Flora Fenn., 21. — Hiitonen I. (1933). Suomen kasvio. — Jalas J. (1945). Muistiinpanoja antropokoreista Karhumäessä (Kon) syksyllä 1942. Ann. Bot. Soc. «Vanamo», 21. — Knapp R. (1961). Vegetations-Einheiten der Wegränder und der Eisenbahnanlagen in Hessen und im Bereich des unteren Neckar. Ber. Oberhess. Ges. Natur- u. Heilkunde zu Giessen, N. F., 31. — Kreh W. (1960). Die Pflanzenwelt des Güterbahnhofs in ihrer Abhängigkeit von Technik und Verkehr. Mitt. Flor.-soz. Arbeitsgem., N. F., 8. — Kytöniemi A. (1945). Kasvitietoja Karhumäestä (Äk). Ann. Bot. Soc. «Vanamo», 20. — Lehmann E. (1895). Flora von Polnisch-Livland mit besonderer Berücksichtigung der Florengebiete Nordwestrusslands, des Ostbalticums, der Gouvernements Pskow und St. Petersburg sowie der Verbreitung der Pflanzen durch Eisenbahnen. Arch. Naturkunde Liv-, Ehst- und Kurlands (2 ser. biol. Naturkunde), 11. — Lindberg H. (1936). Finlands adventiva Bromus-arten. Memoranda Soc. Fauna et Flora Fenn., 12. — Meinhäusen K. F. (1878). Flora Ingrica. — Mikkola R. (1966). Ratakasvihavaintoja Siltaman ja Lylyn seudulta (Orivesi, Kangasala ja Juupajoki, Ta). Memoranda Soc. Fauna et Flora Fenn., 42. — Niemä A. (1969). On the railway vegetation and flora between Esho and Ingä, S. Finland. Acta Bot. Fenn., 83. — Pedersen A. (1955). Inslæbte planter ved jernbanerne. Flora og Fauna, 61. — Pertulla U. (1943). Rikkaruhoja ja satunnaiskasveja Tokarin asemalla (Sk). Luonnon Ystäv., 47. — Porkka O. H. (1926). Satunnaiskasveja Antrean pitäjistä. Ann. Soc. «Vanamo», 3, 6. — Rainio A. J. ja A. H. Hilli. (1928). Rajajoen asemaseudun satunnaiskasveja. Luonnon Ystäv., 32. — Remmel A. (1958). Tartu raudteejaama ala adventiivfloorast. Tartu riikl. ülikooli toimet., 64. Botsan.-alased tööd, 1. — Ruprecht F. I. (1860). Flora Ingrica sive historia plantarum gubernii Petropolitani, I. — Ryden M. (1964). Järnvägsfloristiska notiser från sydvästra Östergötland. Svensk Bot. Tidskr., 58. — Snarskis P. (1962). Kai kurie Lietuvos TSR adventyviniai augalai ir ju plitimo budai ir keliai. — Suominen J. (1969a). The Plant cover of Finnish railway embankments and the ecology of their species. Ann. Bot. Fenn., 6. — Suominen J. (1969b). The vegetation of railway yards and adjacent storage areas in Finland. Ann. Bot. Fenn., 6.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 22 VII 1970).

SUMMARY

In the course of the author's studies carried out during the period 1965—1970 it is established, that the railway embankments and railway yards of the Pskov, Novgorod, Leningrad and Murmansk regions and of the Karelian A. S. S. R. are inhabited by a total of 581 species of vascular plants belonging to 296 genera and 68 families. Prevailing are perennial herbaceous plants, representatives of *Asteraceae* (80 species) and *Poaceae* (71 species), as well as of *Brassicaceae*, *Fabaceae*, *Rosaceae*, *Caryophyllaceae*, *Lamiaceae*, *Scrophulariaceae*. Native species predominate along railways, but the proportion of adventitious species is also great, particularly at railway stations (from 111 species in the Murmansk Region to 186 in the Leningrad Region). Numerous species that have become naturalized in the southern regions of the northwestern part of European Russia during XIXth—XXth centuries, continue their northward extension.

Several new adventitious species were found by the author in various ruderal habitats in the abovementioned regions.

УДК 582.032 : 581.526.53

Н. И. Бобровская

**О ВОДНОМ БАЛАНСЕ ДРЕВЕСНЫХ И КУСТАРНИКОВЫХ ВИДОВ
ПЕСЧАНОЙ ПУСТЫНИ КАРАКУМЫ**

С 3 рисунками

N. I. BOBROVSKAYA. ON THE WATER BALANCE OF TREES
AND SHRUBS OF THE SANDY DESERT KARAKUMY

В статье обсуждается методика определений сублетального водного дефицита. Характеристика водного баланса пустынных растений сделана на основании сравнения размеров реального и сублетального дефицита. Как выяснилось, в ассимиляционных органах доминирующих древесных и кустарниковых видов пустыни Каракумы водный дефицит никогда не достигает критических значений, т. е. величины сублетального водного дефицита. Это подтверждается данными по содержанию воды в листьях в естественных условиях и условиях эксперимента, где для каждого из исследованных видов установлены предельные количества воды в ассимиляционных органах. Полученные результаты говорят о том, что пустынные растения, доминирующие на большей части Каракумов, имеют хорошо отрегулированный водный баланс. Сравнение с данными других авторов показало, что растения песчаной пустыни Каракумы регулируют водный баланс лучше, чем растения ряда других географических областей с менее аридным климатом.

В условиях аридной зоны недостаток влаги является одним из основных факторов, ограничивающих существование растений. Именно поэтому весьма важно выявить те особенности, которые выработались у различных видов в процессе приспособления к недостаточному увлажнению.

На первых этапах исследований обычно необходимо установить, насколько благоприятен в определенных экологических условиях водный баланс того или иного вида. Среди большого разнообразия показателей, характеризующих различные стороны водного режима, наиболее общим, интегральным является водный дефицит, дающий представление о водном балансе в целом.

В современной литературе для сравнения растений по их отношению к воде довольно широко используется характеристика естественного (реального) водного дефицита, под которым, как правило, понимают недостаток влаги в листьях до полного насыщения (Stocker, 1929). Однако, рассматривая недостаток насыщения, мы не можем ограничиться измерениями величины естественного дефицита. Чтобы выяснить происходят ли такие нарушения водного баланса, которые препятствуют нормальной жизнедеятельности растения, и насколько велики эти нарушения, необходимо знать величину сублетального (критического или пограничного) водного дефицита. За величину сублетального дефицита принимают наибольший недостаток насыщения, который растение переносит без необратимых нарушений жизнедеятельности (Oppenheimer, 1932; Pisek, 1956; Горышина и Самсонова, 1965).

Только зная размеры сублетального дефицита, мы можем с достаточной достоверностью оценить величину реального водного дефицита. Различные растения при одинаковом реальном водном дефиците могут иметь различные величины сублетального дефицита. Иными словами, реальный

дефицит, если он приближается к сублетальному, может свидетельствовать о затрудненном водоснабжении, но если такой же реальный дефицит далек до критического предела, он характеризует колебания водного запаса в пределах нормы. Для сравнения растений с резко различающимися величинами сублетального дефицита можно использовать понятие «потенциала сухости» — отношение реального дефицита к сублетальному (Höffler и др., 1941).

Критический водный дефицит является важным критерием еще и потому, что его величина не зависит от изменения погодных условий, а сам он является консервативным признаком, характерным для данного вида, произрастающего в определенных экологических условиях (Горышина и Самсонова, 1965).

Несмотря на очевидную важность определения величины сублетального водного дефицита, его измеряют значительно реже, чем величину реального недостатка влаги. Пограничный водный дефицит изучался рядом исследователей: Шрёдером (Schröder, 1886), В. С. Ильиным (Ilyin, 1927), Оппенгеймером (Oppenheimer, 1932), Роушалем (Rouschal, 1938), Ю. Л. Цельником (1955), Гесснером (Gessner, 1956), Пизеком (Pisek, 1956), Рихновской-Соудковой (Rychnovska-Soudkova, 1963), Т. К. Горышиной и Л. И. Самсоновой (1965), А. А. Горшковой (1970).

Но несмотря на значительное количество работ, посвященных этому вопросу, в них нет более или менее общего объективного критерия для оценки этой величины и метода его определения. Например, в исследованиях Ильина (1927) извлечение влаги из листьев производилось в камерах с серной кислотой на протяжении нескольких часов или даже нескольких дней. Но столь длительное пребывание срезанных листьев в таких условиях может привести к изменениям, совершенно не связанным с их обезвоживанием.

В работе Горшковой (1970) определение сублетального дефицита производилось по методу Горышиной и Самсоновой (1965), однако завядание листьев в опыте продолжалось 36—48 часов. При такой экспозиции утрата жизнедеятельности может быть обусловлена не только величиной водного дефицита, но и серьезным нарушением ряда физиологических функций, которое могло произойти на протяжении этого срока в листьях, отделенных от растения. Если завядание происходит медленно, необходимо найти способ сократить время обезвоживания. В таких случаях, вероятно, можно несколько повысить температуру, при которой происходит дегидратация листьев. Но температура ни в коем случае не должна превышать те максимальные значения, которые растение переносит в естественной обстановке или, что еще лучше, приближаться к ним.

Целый ряд авторов предлагает считать критическим такой водный дефицит, при котором отмирает часть листа, составляющая пять или десять процентов его поверхности (Schröder, 1886; Rouschal, 1938; Arvidsson, 1955). Но у некоторых растений при отмирании листьев некритические пятна могут и не появляться, и тогда, согласно этому методу, их следует считать живыми. Кроме того, неизвестно, какая площадь повреждения листовой пластинки может служить критерием наступления критического недостатка насыщения.

Ю. Л. Цельникер (1955) приходит к выводу, что жизнеспособность листьев при завядании сохраняется в том случае, если при последующем насыщении в течение часа количество воды составит не менее 85—90% от ее потери. Однако различные виды растений в зависимости от их потенциальных возможностей восполняют это количество воды с разной скоростью. Столь произвольное время, как один час, вряд ли можно использовать в качестве критерия для растений различных экологических групп и жизненных форм с их разнообразным анатомическим строением и биохимическим составом.

При изучении водного режима растений Каракумов для определения сублетального дефицита нами был использован метод Горышиной и Самсоновой (1965). Согласно этому методу, о наступлении сублетального

водного дефицита судят по потере тургора, который при высокой степени обезвоживания не восстанавливается после повторного донасыщения. Но поскольку у растений с сильно развитыми механическими тканями внешние проявления тургора мало заметны и потерю его выявить трудно, нам казалось необходимым одновременно использовать еще один тест. Для этого в процессе завядания через определенные промежутки времени (у различных видов в зависимости от скорости потери воды) брались пробы для определения водного дефицита методом Чатского (Catský, 1960) и содержания воды после насыщения; количество воды, поглощаемое при насыщении, Д. М. Новогрудский (1946) назвал водоемкостью. У листьев, не потерявших способность активно всасывать влагу, содержание воды после насыщения было близким к контрольному. Контролем служило количество воды, которое имели после насыщения только что срезанные листья. В процессе дегидратации наступает момент, когда сильно обезвоженные листья утрачивали способность к активному поглощению влаги и по сравнению с предыдущими определениями водоемкость в них резко снижалась (рис. 1). Водный дефицит, соответствующий этой степени дегидратации, принимался за величину сублетального водного дефицита. Измерения критического недостатка насыщения, определенного таким образом, дали результаты, сходные с данными, полученными нами при определении сублетального дефицита методом Горышиной и Самсоновой (1965).

Расчет сублетального водного дефицита производился по формуле, предложенной Штокером (Stocker, 1929).

$$ВД = \frac{\text{вес после насыщения} - \text{вес до насыщения}}{\text{вес после насыщения} - \text{сухой вес}} \times 100\%$$

Здесь нам хотелось бы остановиться еще на одной детали определения критического недостатка влаги. Многие исследователи весь исходный материал перед тем, как подвергнуть его длительному завяданию, предварительно насыщают водой, чтобы избежать неоднородности растительного материала. Но в наших исследованиях, несмотря на то что для измерения потерь воды и определения водного дефицита в целом выбирались одинаковые по типу и возрасту побеги, взятые с одного модельного экземпляра, в пределах каждого варианта опыта они различались по количеству расходуемой влаги. Полученные нами данные для древесных и кустарниковых видов пустыни Каракумы позволяют говорить о том, что предварительное насыщение листьев не только необязательно, но и нежелательно. Судя по цифрам, приведенным в табл. 1, разброс данных при предварительном насыщении заметно возрастает по сравнению с ненасыщенными пробами. Предварительное насыщение водой не только не уничтожило у изучаемых нами растений неоднородность материала, несмотря на его строгий отбор, но даже и усилило ее.

Выше мы остановились на источниках возможных погрешностей при определении сублетального дефицита, которые могут давать небольшие завышения и занижения размеров этого показателя. Конечно, все они в отдельности не могут резко исказить величину критического дефицита,

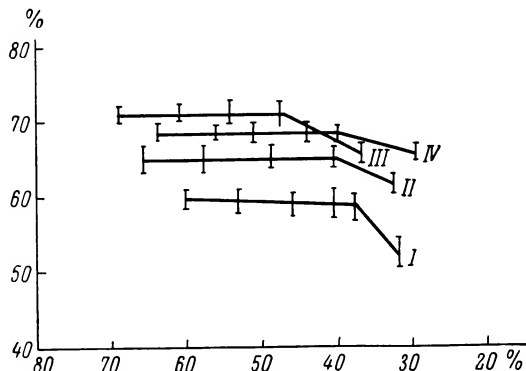


Рис. 1. Изменение водоемкости ассимиляционных органов при длительном завядании (в процентах к сырому весу). Май, 1968 г.

I — *Ammodendron conollyi*, II — *Haloxylon persicum*, III — *Haloxylon ammodendron*, IV — *Salsola richteri*. На оси абсцисс — содержание воды при завядании; на оси ординат — содержание воды после насыщения.

ТАБЛИЦА 1

Расход воды ассимиляционными побегами
черного саксаула (г/г в час)

Вариант	Повторности									
Ненасыщенные водой листья	270	260	270	260	250	250	260	250	260	260 2
Насыщенные водой листья	320	280	300	230	270	290	230	250	310	270 3

однако, наслаиваясь одна на другую (например, предварительное насыщение, очень большая экспозиция при определении сублетального дефицита и выявление его по возникновению некротических пятен), они могут значительно увеличить эту ошибку.

Переходя к описанию наших данных, охарактеризуем водный дефицит древесных и кустарниковых видов, наиболее широко распространенных в условиях Каракумов. Эти виды приурочены в районе работ к двум местообитаниям — подвижным барханным пескам и долинообразным понижениям с черносаксауловыми лесами. В качестве объектов исследования были выбраны следующие виды: растения с редуцированными листовыми пластинками, у которых ассимиляционными органами являются членистые побеги, а именно *Haloxydon ammodendron* (C. A. Mey.) Bge., *H. persicum* Bge. и *Calligonum caput-medusae* Schrenk, кустарник с цилиндрическими нитевидными листьями *Salsola richteri* Kar. et. Kir., дерево с нормально развитыми листовыми пластинками — *Ammodendron conollyi* Bge. ex Boiss. Определения проводились 2 раза за вегетационный сезон: в мае, в период формирования ассимиляционных органов, и в августе, когда они были уже полностью сформированы.

Обнаружено, что в начале развития пограничный дефицит у всех видов не превышал 48%. В ходе вегетации намечается тенденция к его небольшому увеличению. Определения, сделанные в августе, показали, что в целом это увеличение невелико — всего 2—5%, а поскольку ошибка опыта составляет для изученных растений 1.5—2%, мы можем считать, что сезонных изменений сублетального дефицита практически не происходит (табл. 2). К подобному выводу пришли несколько раньше и другие исследователи в отношении некоторых растений лесостепных дубрав (Горышина и Самсонова, 1965).

ТАБЛИЦА 2

Сублетальный водный дефицит
в ассимиляционных органах древесных
и кустарниковых видов
(в процентах от полного насыщения)

Вид	Май	Август
<i>Haloxydon ammodendron</i>	47	50
<i>H. persicum</i>	48	53
<i>Calligonum caput-medusae</i>	45	48
<i>Ammodendron conollyi</i>	43	46
<i>Salsola richteri</i>	46	48

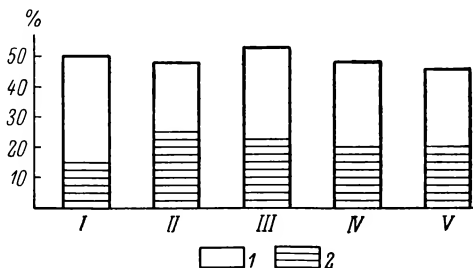
Анализ полученных данных показал, что виды, приуроченные к подвижным барханным пескам, обнаружили несколько меньшую способность выносить обезвоживание, чем растения закрепленных песков. Критический недостаток насыщения в ассимиляционных побегах черного и белого саксаулов составил 50—53%, у остальных видов — 46—48%. Среди

изученных растений наиболее высокую степень обезвоживания способен выдержать белый саксаул (53%); у песчаной акации необратимые изменения могут произойти уже при потере 46% влаги от полного насыщения.

Чтобы иметь возможность оценить полученные величины, приведем данные тех исследователей водного режима, чьи методы определения сублетального дефицита, по нашему мнению, не дают больших искажений его величины. У средиземноморских растений маквиса Оппенгеймер (Oppenheimer, 1932) нашел, что критический дефицит колеблется в пределах от 50% (например, у *Pinus halapensis*) до 68% (у *Amygdalus communis*). Данные Роушала (1938) для той же области подтверждают эти результаты. Кроме того, он обнаружил у ряда растений (береза, бук, малина) в одном из питомников, находящемся в сходных условиях, сублетальный дефицит, не превышающий 38%. Согласно данным Геснера (1956), пограничный дефицит у вечнозеленых растений Средиземноморья составляет приблизительно 60%, а у европейских мезофитов — лишь 15—20%. Исследования некоторых ксерофильных злаков Восточной Европы (Rychnovska-Soudkova, 1963) показали, что критический недоста-

Рис. 2. Сублетальный водный дефицит (1) и максимальные величины естественного водного дефицита (2) в ассимиляционных органах древесных и кустарниковых видов (в процентах к полному насыщению) 1966—1968 гг.

I — *Haloxylon ammodendron*, II — *Salsola richteri*, III — *Haloxylon persicum*, IV — *Caligonum caput-medusae*, V — *Ammodendron conollyi*.



ток насыщения достигает у них 40—50%. Имеются данные о величине критического недостатка насыщения у травянистых растений лесостепной дубравы (Горышина и Самсонова, 1965). У ранневесенних эфемероидов он составляет 30—40%, а у видов летнего аспекта — 50—60%. Согласно данным Горшковой (1970), в листьях степных растений Забайкалья сублетальный дефицит составляет 42—67%.

Таким образом, обзор немногочисленных данных по сублетальному дефициту показывает, что растения, произрастающие в умеренной зоне, а также виды, вегетация которых проходит в наиболее благоприятное время года (эфемероиды), имеют критический недостаток насыщения, не превышающий 20—40%. Растения ксеротермных местообитаний обнаруживают значительно более высокую устойчивость к обезвоживанию, их сублетальный дефицит может достигать 60—65%. Критический дефицит, установленный нами для ряда доминантных видов песчаной пустыни Каракумы, составляет 43—53%.

Для того, чтобы представить водный баланс основных древесных и кустарниковых видов Каракумов, следует сравнить величины реального и сублетального дефицита. На рис. 2 изображены максимальные за три года наблюдений (1966—1968 гг.) значения естественного и критического дефицитов. Мы видим, что в ассимиляционных органах всех изученных растений реальный водный дефицит никогда не приближался к максимально возможному, т. е. доминирующие виды в естественной обстановке не испытывали каких-либо нарушений водного баланса и были обеспечены влагой. Об этом говорит соотношение сублетального дефицита (43—53%) к реальному (не более 25% — см. Бобровская, 1969).

До сих пор мы характеризовали водный баланс по соотношению реального и сублетального дефицита. Однако полученные данные позволяют оценить способность растений переносить обезвоживание и по содержанию в них воды. Для всех исследованных видов были установлены два предельных значения оводненности тканей. Во-первых, найдено количество воды (соответствующее сублетальному дефициту), меньше которого растение иметь не может, так как дальнейшие потери воды ведут расте-

ние к гибели. Во-вторых, определено максимальное для каждого вида количество воды, поглощаемое растением при насыщении. Обе эти величины найдены в условиях эксперимента. Обычно листья взрослых растений не бывают полностью насыщены водой, мы не наблюдали также столь сильного завядания, которое могло бы привести взрослое растение к гибели.

Таким образом, зная предельные значения содержания воды в листьях, состояние водного баланса можно оценивать не только по соотношению реального и сублетального водного дефицита, но и по одному из самых широко распространенных показателей водного режима — содержанию воды в листьях. Сравнение содержания воды в природных условиях в разные сроки наблюдений с его предельными величинами позволяет достаточно объективно судить об изменениях оводненности

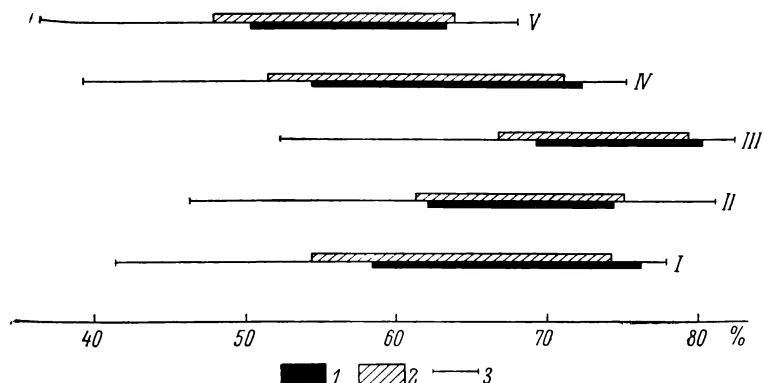


Рис. 3. Предельные (экспериментально установленные) величины содержания воды и максимальные и минимальные величины содержания воды в ассимиляционных органах в естественных условиях (в процентах к сырому весу).

I — *Salsola richteri*, II — *Calligonum caput-medusae*, III — *Haloxylon ammodendron*, IV — *Haloxylon persicum*, V — *Ammodendron conollyi*. Содержание воды в естественных условиях: 1 — 1967; 2 — 1968 г.; 3 — предельные (экспериментально установленные) величины содержания воды.

тканей и общем состоянии водного запаса в растении. На рис. 3 приведены данные двух лет наблюдений за содержанием воды в листьях, которые мы сравним с предельными величинами, полученными нами в условиях эксперимента.

На рис. 3 видно, что количество воды в естественных условиях у всех исследованных видов приближается к максимально возможному. Что касается наименьших величин содержания воды, обнаруженных нами в ходе вегетации, то они далеко отстоят от нижних границ предельных значений и никогда их не достигают; это также свидетельствует об отсутствии нарушений водного баланса, при котором невозможна нормальная жизнеспособность растений.

Сравним теперь колебания содержания воды за два года наблюдений, несколько различных по погодным условиям. Вегетационный сезон 1968 года был довольно типичным для условий Каракумов, а сезон 1967 года оказался более влажным, причем основная масса осадков (90%) выпала весной и в начале лета. Несмотря на различия погодных условий этих лет, содержание воды в растениях изменялось крайне мало, что свидетельствует об устойчивости регуляции водного запаса у изученных видов.

Безусловно можно ожидать, что у исследованных растений, которые являются коренными обитателями пустыни, водный баланс является нормальным и что не происходит его особых нарушений. Но следует напомнить, что наши исследования проводились в условиях жаркой пустыни, где количество осадков в течение вегетационного сезона чрез-

вычайно мало, температура высока и растениям приходится переносить резкие суточные смены температур и большую сухость воздуха, особенно в дневные часы. И то, что у растений, произрастающих в экстрааридных условиях песчаной пустыни, нет нарушений в снабжении влагой и что им свойствен в высокой степени отрегулированный водный баланс, кажется нам довольно интересным. Здесь необходимо провести сравнение с растениями других географических областей.

В работе Оппенгеймера (1932), который первым сравнил величины реального и сублетального дефицита, говорится о том, что у большей части растений средиземноморского маквиса в период засухи недостаток насыщения в естественной обстановке достигает крайних пределов, т. е. значений пограничного дефицита. Хеффлер, Мигш и Роттенбург (Höffler и др., 1941) определяли эти показатели у растений одного из ксеротермных местообитаний в горной части Австрии. Оказалось, что у 70% из числа исследованных видов естественный водный дефицит приближался к сублетальному. В опытах, поставленных Горшковой (1970) в забайкальских степях, обнаружено, что у различных видов сублетальный дефицит составлял 42—67%, а реальный мог достигать 41—57%. Подобные же исследования проводились Арвидсон (Arvidsson, 1955) в Швеции, в горах Альварс у растений сухих известняков. Различные виды альварных лугов имели критический недостаток насыщения 65—80%, причем максимальные величины естественного водного дефицита часто достигали 50—70%.

Сопоставление этих данных показывает, что у растений песчаной пустыни обнаружен значительно более устойчивый, лучше сбалансированный водный режим, чем у видов ряда других географических областей, которые испытывают в той или иной степени затруднения в обеспечении почвенной влагой. О причинах подобной устойчивости говорить достаточно определенно пока еще трудно. Представители псаммофитной флоры Средней Азии с середины—конца плиоцена постоянно находились в условиях резко континентального климата. Отсутствие резких климатических изменений в течение длительного даже в геологическом масштабе времени и постепенное возрастание аридности климата могли способствовать выработке у растений в ходе филогенеза устойчивых механизмов регуляции. Может быть, это связано и со спецификой почвогрунтов песчаной пустыни, которые в аридной зоне считаются одними из наиболее благоприятных для существования растений. В этих почвах происходят процессы конденсации, дающие дополнительное количество влаги. Кроме того, в связи с особенностями механического состава почвогрунтов песчаной пустыни, особенно подвижных барханных песков, здесь более доступна растениям почвенная влага, чем в ряде других почв аридной зоны.

Выводы

1. Сравнение различных методов определения сублетального дефицита позволило выявить некоторые их возможные погрешности, которые, сочетаясь друг с другом, могут дать заметные искажения величины этого показателя. Источниками таких погрешностей являются, в частности, длительная экспозиция и первоначальное насыщение всего растительного материала. Не всегда возможно определить сублетальный дефицит по величине поверхности ассимиляционных органов (в процентах), повреждаемой при завядании. Определение сублетального дефицита по восстановлению 85—90% первоначального запаса влаги за один час насыщения могут дать результаты, несравнимые для разных растений, которые с различной скоростью восполняют свой водный запас.

2. Сопоставление размеров сублетального и реального дефицита показало, что в условиях Каракумов у древесных и кустарниковых видов реальный дефицит не достигает критических значений. Соотношение сублетального дефицита (43—53%) и реального не более 25% говорит о весьма благополучном и устойчивом водном балансе.

3. Было обнаружено, что растения подвижных песков имеют меньшую стойкость к обезвоживанию, чем растения закрепленных песков.

4. Сравнение с литературными данными показало, что доминирующие виды пустыни Каракумы имеют несколько более устойчивый водный баланс, чем целый ряд видов, характерных для областей, которым свойственны в той или иной степени затруднения в обеспечении растений влагой.

ЛИТЕРАТУРА

- Бобровская Н. И. (1969). Новые данные о величинах водного дефицита пустынных растений. Бот. журн., 54, 5 — Горшкова А. А. (1970). Эколого-морфологические особенности и водный режим степных растений Забайкалья. Автореф. диссерт. — Горышина Т. К. и Самсонова Л. И. (1965). Водный дефицит и его предельные величины у травянистых дубравных растений различных сезонных групп. Бот. журн., 51, 5 — Новогрудский Д. М. (1946). Зависимость суточных изменений содержания воды в листьях и узлах кущения от изменения их водоемкости. ДАН СССР, 52, 9 — Цельникер Ю. Л. (1955). Скорость потери воды изолированными листьями древесных пород и устойчивость их к обезвоживанию. Тр. Инст. леса АН СССР, 27. — Arvidsson I. (1955). Austrockungs- und Durrersistenzverhältnisse einiger Repräsentanten inländischen Pflanzenvereine nebst Bemerkungen über Wasserabsorption durch oberirdische Organen. — C a t s k ý I. (1960). Determination of Water deficit in disks cut of foliage leaves. Bot. Gaz., 53. — Gessner F. (1956). Die Wasseraufnahme durch Blätter und Samen. Handb. Pflanzphysiol., 3. — Höffler K., W. Rottenburg, H. Migsch. (1941). Über die Auftrocknungsresistenz landwirtschaftlicher Kulturpflanzen. Forschungsdienst, 12. — Iljin W. S. (1927). Über die Austrocknungsfähigkeit des lebendes Protoplasten der vegetative Pflanzenzelle. Jahrb. Wiss. Bot. 66. — Oppenheimer H. (1932). Zur Kenntniss der hochsommerlichen Wasserbilanz mediterraner Gehölze. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 50. — Pisek A. (1956). Der Wasserhaushalt des Meso- und Hydrophyten. Handb. Pflanzphysiol., 3. — Rouschal E. (1938). Zur Ökologi der Macchien. Jahrb. Wiss. Bot., 87. — Rychnovska-Soudkova M. (1963). Study of the water saturation deficit as one of the methodes of causal Phytogeography. Biol. plant. 5. — Schröder G. (1886). Über die Austrocknungsfähigkeit der Pflanzen. Unters. Bot. Inst. Tübingen. 2. — Stocker O. (1929). Das Wasserdefizit von Gefässpflanzen in verschiedenen Klimazonen. Planta, 7.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 16 VI 1970).

SUMMARY

The water balance of desert plants is characterized by the comparison of actual and sublethal values of water saturation deficit. It is established, that in the assimilative organs of dominating tree and shrub species the water saturation deficit never attains its limits, i. e. critical sublethal values. The data obtained are indicative of a well regulated water balance in the plants of the Karakumy Desert. This conclusion is corroborated by the data on the water content. It is evident from the comparison of these data with those available in the literature, that the water regime of the plants inhabiting the Karakumy desert is balanced better, than that in plants indigenous to a number of other less arid geographical regions.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 65.012.25+(018).0001.2 : 581.163 : 58 (47)

С. С. Хохлов и М. И. Зайцева

ПРОГРАММА И МЕТОДИКА ВЫЯВЛЕНИЯ АПОМИКТИЧНЫХ ФОРМ РАСТЕНИЙ ВО ФЛОРЕ СССР

С 2 рисунками

S. S. KHOLOV AND M. I. ZAYTZEVA. THE PROGRAM
AND METHODS OF DETECTION OF APOMICTIC FORMS OF PLANTS
IN THE FLORA OF THE U. S. S. R.

Установлено, что явления редукции цветка, характерные при переходе на апомиксис, могут служить руководящими признаками выявления апомиктичных форм растений. Визуальная регистрация таких признаков, в первую очередь дефектности пыльцы, составляет основу предложенного антморфологического метода. На основе анализа качества пыльцы во флоре г. Саратова установлена положительная корреляция между степенью распространения апомиксиса в семействах и числом видов с дефектной пыльцой. Намечена программа коллективных исследований по выявлению апомиктичных видов антморфологическим методом во флоре СССР.

Явление апомиксиса у цветковых растений в последние годы все более привлекает внимание биологов разных специальностей — генетиков, биосистематиков, эмбриологов, цитологов, селекционеров и эволюционистов. Интерес к апомиксису определяется тем, что этот способ размножения обнаружен у большого числа видов цветковых растений и многие теоретические и практические вопросы ботаники и растениеводства в той или иной мере оказались связаны с проблемой апомиксиса. Возникло много неясных и спорных вопросов. Так, до сего времени остается дискуссионным центральный вопрос об исторических предпосылках и эволюционном значении апомиксиса у цветковых растений; по вопросу о том, в какой мере понятие вида приложимо к апомиктичным растениям, высказываются диаметрально противоположные взгляды, не существует единой точки зрения на генетические причины возникновения и особенности апомиктичных растений, нет общепринятой классификации форм апомиксиса, не установлены закономерные связи апомиксиса с эколого-географическими условиями (Хохлов, 1946, 1950, 1966, 1967; Gustafsson, 1946—1947; Петров, 1964; Поддубная-Арнольди, 1964).

Эти и многие другие первостепенной важности вопросы ожидают своего разрешения. Они представляют интерес не только для теоретических разделов ботаники и биологии в целом, но важны и для прикладной ботаники, в частности ресурсоведения и растениеводства, и особенно для селекции. Сейчас на основе использования апомиксиса и его элементов у цветковых растений разрабатывается ряд принципиально новых методов селекции, внедрение которых в практику резко повысит эффективность селекционного процесса. В частности, большие перспективы открываются для решения проблемы закрепления гетерозиса и получения нерасщепляющихся форм гибридов с уникальным сочетанием признаков и рекордным уровнем плодоношения. Использование элементов апомиксиса — развития зародыша из редуцированных гамет без оплодотворения, образования передурцированных гамет — позволит ускорить полу-

чение гомозиготных линий, линий стерильных аналогов, полиплоидов с высокой плодовитостью, вскрыть потенциальные резервы изменчивости сортов и видов и решить многие другие вопросы селекции (Хохлов, 1946, 1950, 1967; Петров, 1957, 1964; Дубинин, 1969).

Для разрешения всех перечисленных вопросов, как теоретических, так и практических, необходимо глубокое исследование не только сущности апомиксиса (его морфологической стороны, генетической природы и пр.), но и распространения апомиктичного способа размножения у цветковых растений. Для того чтобы изучить явление апомиксиса и использовать его в практических целях, надо знать, у каких видов, в каких формах и условиях он встречается. Однако наши знания по этому вопросу крайне недостаточны, и многие виды, размножающиеся путем апомиксиса, еще не выявлены (Хохлов, 1959, 1987, 1968б).

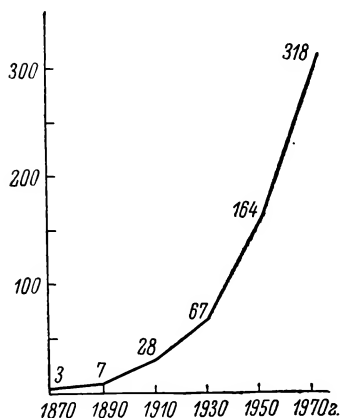


Рис. 1. Данные о числе родов, у которых обнаружены апомиктичные виды за 100 лет. По оси ординат — число родов.

Как показывает анализ процесса выявления апомиктичных растений за последние 100 лет кривая, характеризующая этот процесс, стремительно поднимается вверх и не проявляет тенденции к спаду. Из рис. 1 видно, что наибольшее число родов с апомиктичными видами открыто в последнее двадцатилетие. Все это дает основание сделать вывод о том, что темпы обнаружения апомиктичных видов нарастают, а процесс их выявления далеко не закончен.

До сего времени выявление апомиктичных видов растений шло стихийно; лишь в редких случаях велись специальные исследования с целью обнаружения апомиксиса в отдельных относительно небольших группах растений (Brown а. Emery (1957)). В настоящее время встает задача массового обследования видов растений для выявления способности к апомиктичному размножению. Трудность проведения такой работы состоит в том, что существующие методы выявления апомиктичных видов крайне сложны и непригодны для поставленных целей.

В последние годы нами были обобщены описанные в литературе способы обнаружения апомиктичных видов, исследованы основные закономерности эволюции цветка при апомиксисе и составлен перечень признаков апомиксиса (Хохлов, 1965б, 1968а, б). В результате этой работы стало ясно, что апомиктичные виды, по крайней мере с автономными формами апомиксиса, во многих случаях могут быть с большой степенью вероятности выявлены относительно простыми методами, пригодными для массового исследования видов на способность к автономному апомиксису. Это дает возможность приступить к широкому исследованию для выявления апомиктичных растений в местных флорах и во флоре СССР в целом. С этой целью нами составлена методика и программа проведения таких работ.

Антморфологический метод выявления апомиктичных форм растений

Принципы метода. Основная задача при поисках метода массового выявления апомиктичных растений состояла в том, чтобы найти метод, удовлетворяющий следующим условиям: быстрота определения, достаточная достоверность, несложность оборудования, доступность реактивов, простота манипуляций.

Этим условиям соответствует предложенный нами антморфологический метод, основанный на существовании корреляции между способом размножения и характерными признаками цветка (Хохлов и др., 1968).

Исследования эволюции цветка при переходе на апомиксис позволили установить, что в этом случае происходит редукция отдельных частей цветка в закономерной последовательности (Хохлов, 1968в). В первую очередь редукция проявляется в сфере андроея; при этом вначале увеличивается количество дефектной пыльцы, пыльцевые зерна начинают варьировать по форме, величине и степени интенсивности окраски ацетокармином, у некоторых форм и видов пыльца совсем не образуется, а далее происходит редукция пыльников и тычинок. Затем или же одновременно с редукцией тычинок наблюдается уменьшение размеров венчика, иногда до полной апетализации, а в некоторых случаях превращение тычинок в лепестки, что сопровождается полипетализацией. У некоторых видов редукция венчика проявляется в ослаблении интенсивности его окраски и в позеленении.

В силу несинхронности процессов редукции у разных особей одного вида может возникнуть полиморфизм морфологических признаков цветка, проявляющийся в ряде случаев в форме гинодизии. Дальнейшее развитие редукционных процессов приводит к преобладанию особей с морфологическими женскими цветками и к редкой встречаемости особей с морфологически обоеполыми или мужскими цветками.

Характерные изменения при переходе на апомиксис происходят и в сфере гинецея. Редукционные процессы не затрагивают завязи, которая у ряда апомиктичных видов, наоборот, увеличивается в размерах за счет более раннего начала развития зародыша. Столбик и рыльце обычно не проявляют заметной тенденции к редукции, но, как правило, утратив свои функции и выйдя из-под влияния стабилизирующего отбора, они начинают варьировать в размерах. У нектарников в исследованных случаях заметных морфологических изменений не установлено, однако наблюдения за посещением насекомыми цветков апомиктичных форм растений дают основание предполагать угасание их функций. Насекомые реже посещают цветки с признаками редукции тычинок и венчика и сокращают продолжительность их «осмотра».

Таким образом, явления редукции цветка, характерные при переходе на апомиксис, могут служить руководящими признаками выявления апомиктичных форм растений. Визуальная регистрация таких признаков и составляет основу антморфологического метода выявления в природе апомиктичных растений.

Явные признаки редукции цветка — редукция тычинок и венчика — являются у видов, далеко продвинувшихся по пути апомиктизации, и не могут быть обнаружены у видов, относительно недавно вступивших на этот путь; поэтому такие признаки хотя и должны учитываться при исследовании, однако главное внимание должно быть обращено на выявление начальных этапов редукции цветка, а именно на количество и качество пыльцы и состояние пыльников. По этим признакам будут выявляться как виды, которые недавно перешли на апомиксис, так и виды, далеко ушедшие по этому пути. Поэтому исследование пыльцевых зерен является наиболее важным моментом в антморфологическом методе выявления апомиктичных форм. Здесь следует подчеркнуть, что исследование пыльцевых зерен в этом случае не предполагает изучения морфологии пыльцевых зерен, что относится к области палинологии, а состоит только в регистрации отклонений от нормы.

Недостатком антморфологического метода можно считать то, что он основан на визуальных наблюдениях, которые неизбежно содержат элементы субъективизма в оценке тех или иных признаков. Однако этот недостаток присущ всем или по крайней мере большинству морфологических описаний, на которых строится вся систематика растений. В то же время, если есть возможность и необходимость, ничто не мешает, особенно в сомнительных случаях, давать более точные количественные ха-

рактические, основанные на объективном сопоставлении измерений и подсчетов. Однако требовать этого во всех случаях нерационально, так как это резко увеличит объем работы и уменьшит возможности массового исследования видов.

Возможности и точность антморфологического метода

Для проверки возможности и точности антморфологического метода в 1968 и 1969 гг. были проведены исследования этим методом 179 видов 38 семейств из флоры окрестностей Саратова. Более половины исследованных видов имели дефектную пыльцу по одному или нескольким показателям (пыльцы мало или нет совсем, пыльцевые зерна неоднородны по форме, разные по величине, варьируют по степени окраски ацетокармином). Как известно, дефектность пыльцы может быть вызвана различными причинами, среди которых, кроме внешних условий, гибридизация, полиплоидия и апомиксис. Для наших целей важно установить, каково значение в этих случаях апомиксиса. Как указывает Н. В. Цингер (1961), «эмбриологам хорошо известно, что апомиксису, как правило, всегда сопутствуют разные степени дегенерации пыльцы и что два эти явления находятся в теснейшей коррелятивной связи друг с другом». Однако существует и другое, более широко распространенное среди ботаников мнение о том, что дефектность пыльцы в большинстве случаев есть следствие гибридизации. На этом основании, в частности, палинологи считают, что виды с дефектной пыльцой имеют гибридогенное происхождение (Куприянова, 1965). Возможно, что между этими мнениями нет непримиримого противоречия, поскольку гибридизация, а также полиплоидия взаимосвязаны с апомиксисом (Gustafsson, 1946, 1947; Хохлов, 1961, 1965а). Но это не снимает вопроса, в какой мере дефектность пыльцы может быть использована для диагностики апомиктичных форм растений. Иными словами, какова вероятность того, что виды с дефектной пыльцой являются апомиктичными.

Для решения этого вопроса все исследованные нами виды флоры окрестностей Саратова были разделены на пять групп по их принадлежности к семействам с различной степенью распространения у них апомиксиса (в качестве критерия степени распространения было взято число родов с апомиктичными видами, известное для семейства).

Для каждой группы был вычислен процент видов с дефектной пыльцой и степень распространения апомиксиса в семействе (рис. 2). Эта кривая показывает закономерное увеличение процента видов с дефектной пыльцой в зависимости от увеличения числа известных в семействах родов с апомиктичными видами. Если в группе видов, принадлежащих к семействам, в которых неизвестно ни одного апомиктичного рода, число видов с дефектной пыльцой составляет 17,7%, то в группе с 1—2 апомиктичными родами видов с дефектной пыльцой уже 31,7%, и дальше, по мере увеличения в семействах числа апомиктичных родов, процент видов с дефектной пыльцой неуклонно возрастает, достигая в семействах с 11 и более апомиктичными родами 70%.

Отсюда можно сделать вывод о том, что дефектность пыльцы определяется в большей степени апомиксисом, чем какими-либо другими факторами.

Этот вывод получил подтверждение при ином анализе того же материала. Для этого все исследованные виды были разделены на две группы — с нормальной и с дефектной пыльцой. В каждой группе все виды были сверены с картотекой апомиктичных видов, составленной нами по многочисленным литературным данным (Хохлов, 1967). В результате такой сверки виды в каждой группе были разбиты на четыре подгруппы: А — апомиктичные виды, т. е. те, которые указаны в картотеке; Б — виды, имеющие элементы апомиксиса, к ним отнесены виды, у которых по картотеке есть один из элементов апомиксиса и которые окончательно еще не изучены в отношении апомиксиса; В — виды, относящиеся к родам,

у которых в картотеке есть указание на апомиксис у некоторых видов. Учитывая, что апомиксис, согласно закону гомологических рядов в наследственной изменчивости, встречается «гнездами», охватывая, как правило, многие виды одного и того же рода, можно предполагать, что все виды таких родов при наличии у них дефектной пыльцы также являются апомиктичными. В последнюю подгруппу Г нами отнесены виды, для которых в нашей картотеке нет указаний на апомиксис или его элементы и нет таких указаний для других видов того же рода. В обеих группах был высчитан процент видов, отнесенных в каждую из указанных подгрупп. Результаты такого анализа представлены в таблице.

Распределение видов флоры окрестностей Саратова по качеству пыльцы и по отношению к апомиксису

Подгруппы видов по отношению к апомиксису	Всего видов	Из них с дефектной пыльцой		С нормальной пыльцой	
		абсолютное число	%	абсолютное число	%
Исследовано видов	179	91	100	88	100
Из них:					
апомиктичных (А)	30	26	28.5	4	4.5
имеющих элементы апомиксиса (Б)	9	8	9.0	1	1.2
относятся к родам, имеющим апомиктичные виды (В)	37	26	28.5	11	12.5
всего видов, имеющих отношение к апомиксису (А+Б+В)	76	60	66.0	16	18.2
не указаны в картотеке апомиктичных видов (Г)	103	31	34.0	72	81.8

Из таблицы видно, что из 30 видов, у которых по картотеке указывается апомиксис, 26 видов попадают в группу видов с дефектной пыльцой и только 4 вида в группу с нормальной пыльцой, а из общего числа — 76 видов трех подгрупп (А, Б, В), имеющих отношение к апомиксису, 60 имеют дефектную пыльцу и только 16 нормальную. Таким образом, в группе с дефектной пыльцой виды, имеющие отношение к апомиксису, составляют 66%, а в группе с нормальной пыльцой лишь 18.2%.

Этот анализ также подтверждает вывод о том, что дефектность пыльцы связана в основном с апомиксисом и что антморфологический метод дает возможность очертить круг апомиктичных видов.

Однако антморфологический метод может выявить только виды с автономным апомиксисом и то не полностью, потому что не всегда у таких видов будет наблюдаться редукция цветка и дефектная пыльца. Это, видимо, относится в первую очередь к видам, недавно перешедшим на апомиксис, так как развитие редукционных процессов требует известного времени. Возможно, что дальнейшая разработка антморфологического метода, основанная на более глубоком изучении эволюции цветка, позволит найти новые, теперь еще неуловимые признаки для диагностики апомиктичных видов, в том числе и с менторальным апомиксисом.

Естественно, что антморфологический метод еще широко не опробован, поэтому получаемые этим методом данные должны критически оцениваться и сопоставляться с другими фактами, характеризующими ис-

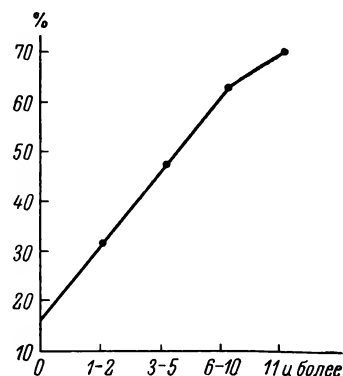


Рис. 2. Зависимость числа видов с дефектной пыльцой во флоре окрестностей г. Саратова от степени распространения апомиксиса в семействе.

По оси абсцисс — число апомиктичных родов в семействе; по оси ординат — процент видов с дефектной пыльцой.

следуемые виды, в особенности с известными прямыми и косвенными признаками апомиксиса, сведенными нами в специальный перечень (Хохлов, 1968а).

Техника проведения антморфологических исследований

Оборудование и реактивы: лупа, микроскоп, пинцет, препаровальные иглы, предметные и покровные стекла, гербарные сетки и папки, гербарная бумага, ацетокармин.

Порядок выполнения и содержание работ. Исследование проводится по следующей программе.

1. Просматривают возможно большее число растений с целью установить те или иные отклонения от нормального состояния цветка, в частности в размерах и окраске венчика, в степени развития тычинок. Особое внимание уделяется состоянию пыльников и наличию в них пыльцы (много, мало, нет совсем). Замеченные отклонения кратко описывают с указанием частоты встречаемости и степени выраженности. При возможности и необходимости делают зарисовки, фотографии, берут в гербарий и фиксируют образцы.

2. Под микроскопом рассматривают в капле ацетокармина (или другого красителя) раздавленные пыльники из нескольких цветков с разных растений. Регистрируют степень однородности по форме, величине и окрашиваемости ацетокармином пыльцевых зерен. По каждому из указанных признаков визуальным образом определяют примерный процент пыльцевых зерен, отклоняющихся от нормы.

3. При более детальном исследовании вида могут быть установлены некоторые дополнительные признаки, указывающие на апомиксис; эти признаки кратко описываются или отмечаются номером в соответствии с индексом признаков апомиксиса.

4. После проведения исследования, результаты которых в ходе работы заносят в дневник, несколько экземпляров каждого вида растений берется в гербарий. Обработанные результаты исследования записывают в стандартной карточке (в случае необходимости на один вид заполняется две или больше карточек, если материал взят из разных мест и получены разные данные). Размер карточки — одна четверть писчего листа (21×15 см). Все основные сведения о виде и результаты его исследования помещаются на лицевой стороне карточки; в левом верхнем углу карточки оставляется свободное место для последующих отметок о наличии апомиксиса и его форме. Обратная сторона карточки используется при необходимости для записи дополнительных сведений (число исследованных цветков и растений, отступления от стандартной методики и другие замечания), а также для схематических зарисовок.

Программа выявления апомиктичных форм растений

Основные цели исследования. Непосредственная цель исследований — выявление в местных флорах апомиктичных форм растений. При обобщении материалов и их сопоставлении из различных местностей это даст возможность получить дополнительную информацию и установить: число видов во флоре крупных регионов и страны в целом, имеющих апомиктичные формы;

распространение апомиксиса в различных таксономических группах; степень распространения апомиксиса в пределах отдельных видов; сопряженность апомиксиса с эколого-географическими условиями; сопряженность апомиксиса с различными жизненными формами; роль апомиктичных форм в сложении растительного покрова и отдельных фитоценозов;

закономерности эволюции цветка у апомиктичных форм.

Полученный в результате исследований материал послужит основой для более глубокого и всестороннего изучения апомиксиса (эмбриологи-

ОБРАЗЕЦ КАРТОЧКИ

(название растения)

(семейство)

(пункт)

(местообитание)

1. Характеристика отклонений от нормы в морфологии цветка

2. Визуальная оценка качества пыльцы (пыльцевых зерен): форма:

однородная, неоднородная (_____), величина: одина-
ковая, разная (_____), окрашиваемость: однород-
ная, интенсивная, слабая, неоднородная (_____).

3. Наличие других признаков апомиксиса:_____

Дата_____ Подпись_____

ческого, морфологического, цитологического, генетического, биосистематического и иного) раскрытия общих закономерностей его происхождения, роли в природе и места в эволюции растений.

Организация работ. Осуществление намеченных программой исследований предполагает широкое участие в них научно-исследовательских ботанических учреждений, ботанических кафедр вузов и отдельных ботаников. Эти исследования могут вестись параллельно и без ущерба для ботанических работ, проводимых по другим темам.

Организационным и координационным центрами исследований являются научные советы Академии наук СССР по проблемам генетики и селекции (подсекция апомиксиса растений) и по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира» (секция морфологии растений).

Научно-методическое руководство и консультации осуществляются кафедрой генетики и дарвинизма Саратовского университета. Кафедра располагает обширной библиографией по апомиксису и ведет картотеку видов, у которых обнаружен апомиксис, а также картотеку видов, исследованных антморфологическим методом на наличие апомиксиса. Кафедра обеспечивает научные учреждения и отдельных ботаников стандартной методикой и стандартной первичной документацией, представляет справочный материал, периодически через научные советы АН СССР инфор-

мирует участников коллективных исследований и руководство советов о ходе и результатах исследований.

Результаты антоморфологических исследований обрабатываются и публикуются исполнителями непосредственно или передаются кафедре генетики и дарвинизма Саратовского университета для обобщения и совместной публикации. В том и другом случае копии карточек антоморфологических исследований передаются на кафедру генетики и дарвинизма Саратовского университета для пополнения картотеки, а также для учета работы и сопоставления результатов исследований, проведенных в различных географических районах. Сопоставление данных из разных географических пунктов, полученных разными исследователями, позволит выявить ошибки отдельных определений и случайные, не связанные с апомиксисом, тератологические изменения, вызванные другими причинами.

Заключение

Проведение исследований по предложенной программе уже через два-три года даст возможность составить общее представление о многих видах флоры страны в отношении одной из важных биологических характеристик — способу апомиктического размножения. Это будет иметь большое значение для решения как теоретических, так и практических вопросов рационального использования растительного мира. Полученный в результате исследований материал послужит также для разработки многих смежных с проблемой апомиксиса вопросов, в частности для исследования мужской стерильности у растений, познания закономерностей эволюции цветка у современных растений, изучения тератологии цветка и связанных с этим вопросов филогении, для более глубокого понимания состава и строения фитоценозов и мн. др.

В то же время проведение намеченных исследований явится опытом организации коллективных исследований в масштабе всей страны. При успешном осуществлении программы ботаники Советского Союза смогут доложить предварительные итоги исследований в 1975 г. XII Международному ботаническому конгрессу.

ЛИТЕРАТУРА

- Дубинин Н. П. (1969). Генетика и сельское хозяйство. — Куприянова Л. А. (1965). Палинология сережкоцветных. — Петров Д. Ф. (1957). Значение апомиксиса для закрепления гетерозиса. ДАН СССР, 112, 5. — Петров Д. Ф. (1964). Генетический регулируемый апомиксис. — Поддубная-Арнольди В. А. (1964). Общая эмбриология покрытосеменных растений. — Хохлов С. С. (1946). Бесполое размножение растений и некоторые вопросы растениеводства. Соц. зерн. хоз., 1. — Хохлов С. С. (1950). Перспективы эволюции высших растений. Саратовск. пед. инст. Уч. зап., 9. — Хохлов С. С. (1959). О количестве видов растений, размножающихся бесполое семенным путем. Уч. зап. Саратовск. ун-ва, 64, вып. биол.-почв. — Хохлов С. С. (1961). Апомиксис у злаков и возможности его использования в селекции и семеноводстве. Межвузовская науч.-отчетн. конференция. Университеты сельского хозяйства. Тезисы докладов, II. — Хохлов С. С. (1965а). Полиплоидия и апомиксис у покрытосеменных растений. В сб.: Полиплоидия и селекция. Изд. «Наука». — Хохлов С. С. (1965б). Задачи и методы исследования биологии бесполое семенного размножения. В кн.: Вопросы биологии семенного размножения. Уч. зап. Ульяновск. пед. инст., 20, 6. — Хохлов С. С. (1966). Эволюционно-генетические проблемы апомиксиса у покрытосеменных растений. В кн.: Совещание по проблемам апомиксиса у растений. Тезисы докладов. — Хохлов С. С. (1967). Апомиксис: классификация и распространение у покрытосеменных растений. В кн.: Успехи соврем. генетики, 1. — Хохлов С. С. (1968а). К методике выявления апомиксиса у покрытосеменных растений. В кн.: Апомиксис и цитозембриология растений. — Хохлов С. С. (1968б). Закономерности распространения апомиксиса в семействе сложноцветных. В кн.: Вопросы биологии семенного размножения. Уч. зап. Ульяновск. пед. инст., 23, 3. — Хохлов С. С. (1968в). Происхождение гинодизичных видов в свете эволюции цветка при апомиксисе. В кн.: Апомиксис и цитозембриология растений. — Хохлов С. С., М. И. Зайцева, Л. А. Ближнюк. (1968). Антоморфологический метод обнаружения апомиктических форм в природе. Второе совещание по проблемам апо-

миксиса у растений и животных. Тезисы докладов. Новосибирск. — Ц и н г е р А. В. (1961). К вопросу о биохимической эволюции пыльцы покрытосеменных. Тр. Гл. бот. сада АН СССР, VIII. — Ч и г у р я е в а А. А. (1966). Палинология и апомиксис. Совещание по проблемам апомиксиса у растений. Тезисы докладов. Изд. Саратовск. унив. — B r o w n W. V. a. W. H. P. E m e r y. (1957). Apomixis in the *Gramineae*, tribe *Andropogoneae*: *Themeda triandra* and *Bothriochloa ischaemum*. Bot. Gaz., 118, 4. — G u s t a f s s o n A. (1946—1947). Apomixis in higher plants. I—III. Lunds. Univ. Arsskr. N. F. Avid. II : 42(3), 43(12).

Саратовский государственный
университет.

(Получено 16 VI 1970).

УДК 006.4 : 006.9 : 582.2/3

В. Я. Частухин**ОБ ОРГАНИЗАЦИИ ЭКСПОЗИЦИИ НИЗШИХ РАСТЕНИЙ
В БОТАНИЧЕСКИХ МУЗЕЯХ****V. Ja. CHASTUKHIN** ON THE ORGANIZATION OF THE EXPOSITION
OF LOWER PLANTS IN BOTANICAL MUSEUMS

По сравнению с зелеными автотрофами низшие растения в начале XX в. были еще очень мало исследованы. Однако уже во второй половине этого столетия положение сильно изменилось. Значительно подвинулись флористические исследования этой группы организмов; в то же время энергичное развитие получило эколого-физиологическое изучение гетеротрофов, исследование их роли в динамике растительных сообществ и в круговороте веществ в природе. Сформировался целый ряд самостоятельных дисциплин, как например почвенная микология, техническая микология, экология грибов, не говоря уже о фитопатологии. В Советском Союзе эти разделы науки получили достаточно широкое развитие. Некоторые исследования, посвященные микоценологии, роли низших растений в динамике биогеоценозов и их вторичной продуктивности благодаря разработке оригинальных методов изучения и комплексному подходу к проблеме получили высокую оценку как у нас, так и за рубежом.

Все это наводит на мысль о желательности привлечения к данному разделу знаний возможно большего числа специалистов и к их популяризации среди широкого круга лиц, интересующихся ботаникой.

У нас в стране есть крупные ботанические сады и музеи, однако даже в наиболее известных из них демонстрируются только высшие зеленые автотрофы, низшие же растения не представлены. Отчасти это можно было объяснить методическими трудностями. Теперь положение изменилось, появился ряд новых материалов (пластмасса и т. д.), которые могут быть использованы для изготовления моделей низших растений (грибов, водорослей).

Разработан также метод сублимационной сушки карпофоров высших грибов и методы культивирования. В приведенном ниже плане экспозиции предлагается использовать эти средства. Экспозиция, состоящая из нескольких разделов, должна дать представление об обширной группе гетеротрофных организмов (в основном — грибов), их роли в природных процессах, ознакомить с новыми методами комплексного изучения процессов, осуществляемых этими организмами. За основу взяты оригинальные работы, проведенные в различных районах Советского Союза.

ПЛАН ЭКСПОЗИЦИИ**І р а з д е л. Характеристика органического вещества в различных типах растительности**

Деятельность гетеротрофных организмов тесно связана с органическими веществами, попадающими на поверхность земли в виде растительных остатков. В разных биоценозах эти вещества различны, поэтому

в первом разделе предлагается дать качественную и количественную характеристику растительного опада и отпада в основных типах растительных сообществ, хвойных и лиственных лесах, болотах, луговых сообществах, степях и, наконец, в сообществах культурных растений.

Экспозиция должна включать следующие демонстрационные материалы.

1. Общий ботанический состав подстилок. Для этого с пробных площадок в различных растительных ассоциациях должны быть собраны подстилки и выделены отдельные фракции — листья, хвоя, ветки и т. п. Материалы экспонируются в застекленных витринах с отделениями, в которые помещаются отдельные фракции. При этом их количественные соотношения должны быть такие же, как и в природе.

2. Химический состав отдельных элементов подстилки, представленной на специальных стендах.

3. Диаграммы, характеризующие количественные соотношения отдельных элементов в подстилках различного типа, а также данные, характеризующие запасы органического вещества, накапливающегося на поверхности почвы в различных растительных ассоциациях. При составлении диаграмм руководством может служить сводка Л. Е. Родина и Н. И. Базилевич (1965), в которой собраны материалы по различным областям нашего Союза.

П р а з д е л. Макромицеты

В этом разделе дается общее представление о флоре макромицетов, играющих важную роль в разложении стойких лигноцеллюлозных соединений растительных остатков.

Сюда входят следующие экспозиции.

1. Биологические группы грибов

Приведем один пример: представлен участок леса с хвойной подстилкой, лежащим на земле древесным стволам (ель) или пнем. На древесине карпофоры трутового гриба *Fomitopsis pinicola* — основного возбудителя разложения еловой древесины в лесах; на подстилке характерные для этих условий виды агариковых грибов (плодоношения, полученные методом сублимационной сушки).

Аналогичные композиции могут быть созданы и для других типов леса — соснового бора, дубравы, а также для травянистых ассоциаций и болот.

2. Модели учетных площадок, изготовленные по методу В. Я. Частухина (Частухин и Николаевская, 1969).

Этот метод позволяет выявить связь с субстратом, установить ведущие виды грибов в данной растительной ассоциации.

Модели оформляются в виде стендов, на которых дана картина распределения растительных остатков на определенном участке и показана приуроченность плодоношений высших грибов к отдельным элементам подстилки (их связь с субстратом). Карпофоры представлены моделями из пластмассы (с соблюдением масштабов). Следует также показать количественное распределение разных видов по площади. Эти данные иллюстрируются соответствующими картограммами.

3. Систематическая коллекция плодовых тел высших грибов, характерных для отдельных ассоциаций.

Плодовые тела могут быть получены методом сублимационной сушки.

И I I I р а з д е л. Сукцессия видов грибов по фазам распада растительных остатков

В настоящее время можно считать установленным, что разложение стойких лигноцеллюлозных соединений растительных остатков осуществляются в природе в основном грибами, причем вполне определенными

их комплексами. Бактериальная флора в этом процессе большей частью играет роль спутников, сопровождающих основных разрушителей. Экологический анализ и знание физиологии этих организмов позволяют выделить ведущие виды и виды-спутники, участвующие в процессах дезинтеграции. Последовательные изменения химического состава растительных остатков по мере их разложения определяют постепенную смену видов микроорганизмов по фазам распада.

В этот раздел мы предлагаем поместить следующие материалы.

1. Стадии разложения древесины хвойных и лиственных пород

В качестве примера приведем материал о фазах распада еловой древесины.

Первая стадия — деревоокрашивающие грибы и бактерии. Демонстрируются образцы древесины, окрашенные в различные цвета, и грибы, вызывающие окрашивание.

Грибы представлены культурами на питательных средах. Строение грибов и бактерий показывается с помощью микрофотографий и моделей из пластмассы.

Вторая стадия — основные разрушители древесины. Образцы разлагающейся древесины с плодовыми телами трутовых грибов, вызывающих процессы распада на этой стадии. Одновременно экспонируется флора спутников-микромикетов. Как и в предыдущем случае, здесь должны быть представлены коллекции культур на питательных средах, микрофотографии и модели из пластмассы.

Третья стадия — стадия красной гнили. Демонстрируются образцы древесины в этой стадии разрушения и шляпочные базидиомицеты, обуславливающие данную фазу распада.

Чрезвычайно разнообразная микрофлора спутников иллюстрируется коллекциями культур, микрофотографиями, моделями микроскопических грибов и бактерий.

Экспозиция дополняется схемами, оформленными в виде графиков, дающими представление о сукцессии видов по фазам распада.

2. Сукцессия видов грибов при разложении лесных подстилок

При разложении лесных подстилок основными видами являются шляпочные гименомицеты. Здесь также наблюдается несколько стадий, обуславливающих весь процесс минерализации. Установлена приуроченность отдельных видов к составу подстилки (хвойной, лиственной и т. д.). Разнообразен состав микроскопических грибов и бактерий.

Принципы экспозиции те же, что и для древесины.

IV раздел. Экспериментальные исследования

Материалы I—III разделов представляют эколого-систематическую часть изучения роли грибов в общей динамике биогеоценозов. Вопросы, включающие эти материалы, можно охарактеризовать как микоценологическое направление.

Однако этим проблема не исчерпывается. Имея культуры микроорганизмов, выделенных из разлагающихся растительных остатков, необходимо решить вторую, не менее важную задачу, а именно, — руководствуясь экологическими наблюдениями, путем физиологических экспериментов воспроизвести отдельные звенья процесса разложения органических остатков. IV раздел и посвящен этому вопросу.

Демонстрируется оригинальная методика, применявшаяся для воспроизведения процесса распада растительных остатков под воздействием монокультур и комплексов организмов (Частухин и Николаевская, 1969).

Пользуясь колбами особой конструкции, благодаря периодическому промыванию материалов можно вести наблюдения в условиях, близких к природным, и исследовать продукты обмена, не нарушая стерильности.

Демонстрационные материалы

1. Аппаратура для постановки опытов по разложению растительных остатков культурами грибов в условиях стерильного периодического промывания.
2. Модели опытов по разложению хвои, листьев, древесины.
3. Модели аппаратуры и опытов по изучению дыхания мицелиев, развивающихся на различных материалах.
4. Схемы анализов промывных вод и остатков после разложения.
5. Диаграммы, отражающие воздействие мицелиев грибов различных видов на субстрат (потери на дыхание, аккумуляция основных органических и зольных элементов в подстилке и почве).
6. Микрофотографии материалов, разлагающихся под воздействием грибов.

В раздел. Микориза

В связи с полезационным лесоразведением в Советском Союзе за последние десятилетия было получено много новых данных о микотрофии древесных пород. Учитывая это обстоятельство, в план намечаемой экспозиции желательно включить небольшой раздел, посвященный микоризам.

Здесь может быть создана следующая экспозиция.

1. Коллекция плодоношений наиболее распространенных микоризных грибов (изготавливается с применением сушки карпофоров).
2. Модели аппаратуры для синтеза микориз.
3. Культуры микоризных грибов на искусственных питательных средах.
4. Фиксированные препараты корней с микоризными окончаниями.
5. Микрофотографии срезов микоризных окончаний (различные типы микориз).
6. Сопоставление микоризных и безмикоризных сеянцев деревьев (экзикаты).
7. Диаграммы, иллюстрирующие динамику распространения микориз (по данным экспериментов).

Как видно из изложенного, экспозиция посвящена в основном грибам, как основным агентам, обуславливающим дезинтеграцию стойких лигно-целлюлозных соединений растительных остатков, попадающих на поверхность земли. Именно эти вещества составляют основную массу растительного опада и отпада.

В дальнейшем было бы желательно осветить также и роль низших автотрофных растений, а именно почвенных водорослей, играющих существенную роль в накоплении органического вещества почв. Обзор современных данных по этому разделу имеется в монографии М. М. Голлербаха и Э. А. Штиной (1969).

В заключительном разделе экспозиции желательно кратко осветить роль животных в круговороте веществ в природе (см. Воронов, 1964; Гиляров, 1964). Хотя такой раздел и выходит за чисто ботанические рамки, но он весьма важен для комплексного экологического освещения проблемы, тем более что многие ботанические вопросы не могут быть полноценно охарактеризованы без учета роли животных. К числу таких вопросов относится перенос спор грибов и бактерий животными, что обеспечивает ниспермацию растительных остатков, зоогенный распад растительных остатков и его связь с фитогенным и т. д.

ЛИТЕРАТУРА

Воронов А. Т. (1964). Изучение влияния наземных позвоночных животных на растительный покров. В кн.: Полевая геоботаника, III. — Гил я р о в М. С. (1964). Исследования почвенной фауны и некоторые наблюдения над насекомыми при геоботанических исследованиях. В кн.: Полевая геоботаника, III. — Г о л л е р б а х М. М., Э. А. Ш т и н а. (1969). Почвенные водоросли. — Р о д и н Л. Е., Н. И. Б а з и л е в и ч. (1965). Динамика органического вещества и биохимический круговорот в основных типах растительности. — Ч а с т у х и н В. Я., М. А. Н и к о л а е в с к а я. (1969). Биологический распад и синтез органических веществ в природе.

Ленинградский
государственный университет.

(Получено 4 VI 1970).

УДК 577.74 : 581.526.45 : 582.02/.07

В. Н. Макаревич и В. М. Понятовская

ВЕТОШЬ И ПОДСТИЛКА НА СУХОДОЛЬНЫХ ЛУГАХ

I. О содержании некоторых терминов

V. N. MAKAREVICH AND V. M. PONIATOVSKAJA.
LITTER IN MEADOW PLANT COMMUNITIES. I. ON SOME TERMS

Целью работы является анализ структуры общей надземной растительной массы травостоя луговых сообществ и уточнение понятий «ветошь» и «подстилка». Объекты исследования — суходольные полидоминантные замоховелые злаково-разнотравные луга. В общей надземной массе сообществ данных типов целесообразно различать: 1) живые побеги цветковых растений (фитомасса); 2) сухие прямостоячие побеги, мало затронутые разложением (ветошь); 3) мертвые растительные остатки, распластанные по поверхности или сосредоточенные в моховом покрове, в разной степени разложившиеся (подстилка).

Появление настоящей статьи вызвано необходимостью разобраться в структуре надземной растительной массы в луговых сообществах и уточнить термины «ветошь» и «подстилка» для этого же типа растительности (Макаревич, 1968; Понятовская, 1969).

Объектом служили суходольные полидоминантные мелкозлаково-разнотравные и разнотравно-мелкозлаковые луга на сильно- и слабопodzольных дерновых почвах различного механического состава (супесчаных и тяжелосуглинистых) на Научно-опытной станции Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР в Отрадном (Ленинградская обл., Приозерский район). Близкие типы лугов широко распространены в растительном покрове лесной зоны, в северо-западной ее части в подзоне южной тайги (Геоботаническое районирование СССР, 1947; Матвеева и Семенова-Тян-Шанская, 1960). На Карельском перешейке этот тип лугов, по данным Т. Г. Абрамовой и Г. И. Козловой (1957), занимает около 60% всей луговой площади.

Климат района работы умеренный (Агроклиматический справочник, 1959; Макаревич, 1970а), со среднегодовым количеством осадков около 500—550 мм, примерно 66% которых выпадает во вторую половину сезона активной вегетации (август—сентябрь). Это не исключает, однако, появления отдельных засушливых или, наоборот, дождливых лет с несколько заниженным или завышенным количеством осадков в летние месяцы. Среднегодовая температура воздуха 3.3° с максимумом в июле—августе. Начало безморозного периода с конца мая (до середины этого месяца возможны ночные заморозки), конец — во второй половине сентября—начале октября (120—130 дней). Продолжительность периода активной вегетации около семи месяцев. Большинство видов (около 60%), слагающих луговые сообщества указанного типа, зимуют зелеными побегами, розетками и листьями, начиная крайне медленный, но заметный подснежный рост около середины февраля—начале марта. Травостой исследуемых луговых участков внешне довольно равномерный (степень общности строения около 50—55%), средней густоты (проективное покрытие 70—85%), достигающий 50—60 см. Общее количество видов не превышает 60—65. Преобладают низовые злаки *Agrostis tenuis*

Sibth., *Anthoxanthum odoratum* L., *Festuca rubra* L.; из разнотравья — *Alchimilla monticola* Opiz, *Centaurea jacea* L., *Leucanthemum vulgare* Lam., *Veronica chamaedrys* L. и другие, со значительной примесью бобовых — *Lathyrus pratensis* L., *Trifolium repens* L., в меньшей мере *T. pratense* L. и *Vicia cracca* L.

Моховой покров почти сплошной, но сравнительно неравномерный, местами довольно мощный (до 2 см), из *Rhytidiadelphus squarrosus* (Hedw.) Warnst., *Thuidium recognitum* (Hedw.) Lindb., *Climacium dendroides* (Hedw.) Web. et Mohr и видов рода *Mnium* Hedw. (в основном *Mnium cuspidatum* Hedw.) и других. Подробное описание растительности опытных участков дано в работах В. Н. Макаревич (1970б) и И. Д. Кильдюшевского (1970).

В общей надземной растительной массе¹ исследуемых луговых сообществ различаются следующие фракции.

1) Живые зеленые вегетативные и генеративные побеги цветковых растений (живая или зеленая растительная масса, фитомасса, green herbage). Сюда же относятся зеленые части мхов, лишайники; последние две группы обычно рассматриваются отдельно. Листья и побеги, начавшие отмирать или с высохшими верхушками, включаются в эту фракцию ввиду трудности и нецелесообразности их выделения (Dyksterhuis a. Schmutz, 1947).

2) Сухие отмершие соломенно-желтые, грязновато-серые или бурые листья и стебли цветковых растений (ветошь, старика, cured herbage).

3) Мертвые растительные остатки (обломанные кусочки листьев и стеблей), опавшие плоды, соцветия, словом все то, что создает основу — скелетную часть подстилки (litter, natural mulch травяных сообществ).

Живая масса в свою очередь может быть разделена на однолетние зеленые, ассимилирующие, и многолетние, также зеленые, в основном проводящие части. Последние можно наблюдать в толще мохового покрова: участки побегов в зоне кущения отдельных видов злаков, разнотравья, надземностелющиеся побеги *Veronica officinalis* L., *Trifolium repens* L. и др. По-видимому, можно считать, что на лугах зеленая надземная растительная масса обновляется ежегодно на 97%, в то время как около 3% ее сохраняется значительно дольше.

Связанные с материнским растением сухие прикорневые листья и побеги нельзя считать однородной фракцией. Такие побеги могут быть прямостоячими или лежащими, прижатыми к поверхности почвы или мохового покрова. Длительность их сохранения также может быть различной — от нескольких месяцев до 1—2 лет (например, лежащие стебли верховых злаков и грубые стебли разнотравья). Важно подчеркнуть их особенность в луговых травостоях: даже будучи прижатыми к земле эти стебли и листья остаются связанными с материнским растением.

Доля «прямостоячей» ветоши в общей растительной массе сравнительно небольшая (около 10%), причем различия в химическом составе и питательности этой части ветоши и воздушно-сухого сена зеленой массы сравнительно невелики (Мирошниченко, неопубликованные данные).

Полегание сухих побегов обычно происходит в конце сентября—октябре. При влажной погоде оно возможно и со второй половины лета; в последнем случае разрушение лежащих побегов начинается еще до конца активной вегетации растений. Хотя гетеротрофные редуцирующие организмы поселяются еще на прямостоячих побегах, интенсивное разложение последних сапрофитами начинается по мере соприкосновения растительной массы с почвой или поверхностью мохового покрова (Павлова, 1970). Особенно заметен этот процесс во время затяжных осенних дождей (очень характерных для Карельского перешейка) при небольшом

¹ Под общей растительной массой сообщества мы понимаем все количество органического вещества растительного происхождения (высшие растения), независимо от того, является ли оно живым или мертвым, неполностью разложившейся частью растения или опадом.

понижении температуры воздуха, в период позднеосенних и раннезимних оттепелей, а также весной, сразу после тапвания снега и последующего подсыхания субстрата. Листовые пластинки разнотравья и бобовых (клевера), как более сочные и нежные, в дождливые периоды понемногу ослизняются и разлагаются, а в сухие — крошатся. За зиму и рано весной почти полностью распадаются они у *Alchimilla monticola*, *Centaurea jacea*, *Achillea millefolium*; дольше сохраняются у *Leucanthemum vulgare*. Отмершие черешки разделяются на волокна и «размочаливаются». Прямостоячие побеги (ветошь) *Lathyrus pratensis* и видов *Vicia* L. быстро теряют листочки, падающие в моховой покров и переходящие в состав подстилки; сухие стебли этих растений лежат, темнеют и сохраняются довольно долго. Сухие пожелтевшие стебли и листья низовых злаков (*Agrostis tenuis*, *Anthoxanthum odoratum*) сереют и тускнеют, но разлагаются медленнее, чем разнотравье. Еще более стойкими оказываются верховые злаки — *Dactylis glomerata* L., *Alopecurus pratensis* L. О накоплении и разложении ветоши, лежащей на поверхности мохового покрова в течение одного сезона активной вегетации (1969 г.) в разнотравно-мелкозлаковом сообществе на дерново-подзолистых супесчаных почвах, можно судить по данным табл. 1.

Учитывая сказанное, было бы целесообразным сохранить название «ветоши» или «старика» только за прямостоячими стеблями и листьями, находящимися в травостое и сравнительно еще мало затронутыми разложением. При таком ограниченном понимании «ветошь», казалось бы, может считаться аналогом опада, как это рекомендуется в наиболее крупных методических руководствах по изучению продуктивности (Родин и Базилевич, 1966; Родин и др., 1968). Однако эта аналогия правомочна лишь до известной степени, так как опад — это прежде всего опавшие, отвалившиеся части растений; в данном же случае механическая связь с живыми растениями не нарушается. Кроме того, согласно указанным руководствам, опад существует не больше года, превращаясь затем в подстилку. В то же время известно, что на лугах генеративные побеги отдельных представителей разнотравья (*Centaurea jacea*, *Achillea millefolium*, *Rumex confertus* Willd., *Hypericum maculatum* Crantz, и др.) с более грубыми жесткими стеблями могут оставаться в травостое значительно дольше.

«Ветошь» или «старик» прижатую к поверхности мохового покрова или почвы, уже находящуюся в различных стадиях разложения сапрофитами, но в какой-то степени продолжающую быть связанной с материнским растением, разумнее считать подстилкой. Как правило, в таком состоянии отмершие органы растений пребывают в течение неопределенно долгого времени, в зависимости от погодных условий, от принадлежности к той или иной жизненной форме травянистых луговых растений, а также от способа использования и кратности отчуждения травостоя. На регулярно сбраживаемом и затем подкашиваемом или просто выкашиваемом лугу обычно возраст ветоши не превышает нескольких месяцев (табл. 1); в нескосываемом травостое она может быть и старше (стебли генеративных побегов — «соломины» верховых злаков). Можно согласиться с предложением американских исследователей (Dyksterhuis, Schmutz, 1947) относить сухие побеги (cured herbage) в травяные сообщества, распространенных в областях с количеством осадков, большим 32 дюймов (820 мм), к фракции свежей подстилки (fresh mulch), поскольку они к концу сезона вегетации полностью ложатся на поверхность почвы. В наших условиях, при несколько меньшем увлажнении, эта рекомендация приемлема лишь для распростертой части ветоши, от которой резко отличается сухостой побегов, находящихся в травостое.

При обычных, не стационарных, исследованиях урожайности луговых угодий, относя прямостоячие сухие органы растений к собственно растительной массе (herbage, phytomass или plant biomass), лежащие сухие побеги лучше включать в подстилку, не называя их ветошью и не выделяя из общей мертвой растительной массы.

ТАБЛИЦА 1

Динамика ветоши в разнотравно-мелкозлаковом сообществе на дерново-подзолистых супесчаных почвах (Ленинградская обл., Приозерский район) в 1969 г.

Даты учетов															
Фракции, их состав и возраст	25 IV		29 V		19 VI		7 VII		6 VIII		9 IX		20 X		
	г/м²	%	г/м²	%	г/м²	%	г/м²	%	г/м²	%	г/м²	%	г/м²	%	
Зетошь летне-осенних побегов 1968 г.	Злаки	47.2	74.7	15.6	92.9	13.6	89.5	15.2	79.2	5.2	86.7	0.4	100	0.4	100
	Осоковые	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	Бобовые	2.0	3.2	<0.1	<0.1	<0.1	<0.1	<0.1	<0.1	<0.1	<0.1	—	—	—	—
	Разнотравье	14.0	22.1	1.2	7.1	1.6	10.5	4.0	20.8	0.8	13.3	—	—	—	—
	Всего	63.2	—	16.8	—	15.2	—	19.2	—	6.0	—	0.4	—	0.4	—
Зетошь весенне-летних побегов 1969 г.	Злаки	—	—	—	—	2.0	45.4	1.6	28.6	37.6	49.0	54.4	48.9	97.2	65.2
	Осоковые	—	—	—	—	—	—	—	—	0.8	0.1	0.4	0.4	1.2	0.8
	Бобовые	—	—	—	—	<0.1	<0.1	0.4	6.7	4.4	5.7	2.0	1.8	1.2	0.8
	Разнотравье	—	—	—	—	1.6	54.6	4.0	66.7	34.0	46.2	54.4	48.9	49.2	33.2
	Всего	—	—	—	—	3.6	—	6.0	—	76.8	—	111.2	—	148.8	—
Всего старой и новой ветоши		63.2	—	16.8	—	18.8	—	25.2	—	82.8	—	111.6	—	149.2	—
Отношение старой ветоши к новой		—	$\frac{100}{0}$	—	$\frac{100}{0}$	—	$\frac{80.8}{19.2}$	—	$\frac{76.2}{23.8}$	—	$\frac{7.2}{92.8}$	—	$\frac{0.4}{99.6}$	—	$\frac{0.2}{99.8}$

Теперь о мертвых растительных остатках — сухих опавших частях растений, измельченных механическим воздействием осадков, окружающих стеблей, ветром, животными (в основном грызунами), насекомыми, червями и т. д. В различной степени разложившиеся, они накапливаются не столько на поверхности, сколько в самой толще мохового покрова, составляя на лугах изучаемого типа около 35% общего веса всей растительной массы этого яруса (мохового) (табл. 2). Вполне обоснованно, казалось бы, считать скопления этих остатков до какой-то степени аналогом подстилки в лесных сообществах, лишь с той разницей, что подстилка в лесу представляет плотно слежавшийся слой, основной скелет которого образован растительными остатками, перемежающимися с частицами почвы. По всей толще он пронизан корнями травянистых растений и массой сосущих эфемерных и мелких корней деревьев и кустарников, гифами грибов и густо населен микроорганизмами (горизонт А₀). На лугах такого обособленного слоя нет. Своеобразная подстилка, аналогичная луговой, встречается на болотах (Солоневич, 1971). Другим не менее важным отличием от лесной подстилки, с которым мы сталкиваемся при исследовании травяных, в первую очередь луговых сообществ, является невозможность определить возраст отложений, так как никакой слоистости подстилки на лугах нет. Общий возраст подстилки можно предположительно установить по состоянию растительных остатков, зная особенности разложения составляющих сообщество видов.

ТАБЛИЦА 2

Структурный анализ «мохового покрова»
луговых сообществ в 1969 г. (средние данные из 6 площадок по 1/4 м²)

Сообщество	Фракция	Средний вес (г/м ²)	%
Разнотравно-мелкозлаковое на супесчаных почвах	Зеленые основания и наземностелющиеся побеги цветковых растений	26.6	6.0
	Ветошь	20.0	4.8
	Подстилка	153.3	34.6
	Корни и корневища	12.2	3.0
	Мхи	226.6	51.6
	Всего	438.7	100
Мелкозлаково-разнотравное на тяжело суглинистых почвах	Зеленые основания цветковых растений и наземностелющиеся побеги	26.6	4.1
	Ветошь	26.6	4.1
	Подстилка	233.3	36.1
	Корни и корневища	6.1	1.2
	Мхи	353.3	54.5
	Всего	645.9	100

Определить массу подстилки на замоховелых лугах можно только путем удаления с учетной площадки всего мохового покрова и тщательного отделения от стеблелов мхов мертвых растительных остатков. Находящиеся в толще мохового покрова зеленые части цветковых растений — основания побегов и листовых черешков, стелющиеся побеги, многочисленные всходы — должны быть причислены к живой зеленой массе. Семена и плоды учитываются особо и включаются в живую растительную массу (Джалилова, 1966). Встречающиеся во мху корни и корневища относятся к подземной части сообщества.

Таким образом, понимая под общей растительной массой в луговом сообществе общее количество неразложившегося органического вещества растительного происхождения, мы предлагаем различать следующие три фракции: 1) живую зеленую растительную массу, 2) ветошь — прямостоячие сухие побеги, листья, находящиеся в травостое, и 3) подстилку —

мертвые побеги, листья и их остатки в разной степени разложения, сохранившие или потерявшие связь с материнским растением и находящиеся на поверхности мохового покрова или в самом моховом покрове, в почве или на ее поверхности.

ЛИТЕРАТУРА

Абрамова Т. Г., Г. И. Козлова. (1957). Геоботанические районы Северного Приладожья и Карельского перешейка. Вестн. ЛГУ, 24, сер. геол. и географ., 4. — Агроклиматический справочник по Ленинградской области. (1959). — Геоботаническое районирование СССР. (1947). — Джалилова А. О. (1966). О значении определения семенной продуктивности при установлении общего веса надземной биомассы лугового сообщества. Бот. журн., 51, 11. — Кильдюшевский И. Д. (1970). Состав и сложение мохового покрова мелкозлаково-разнотравного сообщества. Тр. БИН АН СССР, сер. III, 18. — Макаревич В. Н. (1968). Об изучении прироста и опада надземной части луговых растительных сообществ. Бот. журн., 53, 8. — Макаревич В. Н. (1970а). Климатические условия научно-опытной станции Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР в Отрадном. Тр. БИН АН СССР, сер. III, 18. — Макаревич В. Н. (1970б). Растительный покров территории научно-опытной станции Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР в Отрадном и окружающей ее местности. Тр. БИН АН СССР, сер. III, 18. — Матвеева Е. П., А. М. Семенова-Тян-Шанская. (1960). Ботанико-кормовая характеристика природных районов Ленинградской области. Тр. БИН АН СССР, сер. III, 12. — Павлова Т. В. (1970). Эколого-систематическое описание микофлоры опытных луговых участков. Тр. БИН АН СССР, сер. III, 18. — Павлова Т. В. (1971). Роль грибов в разложении растительной массы на лугах. Бот. журн., 56, 3. — Понятовская В. М. (1969). Дальнейшее развитие работ А. П. Шенникова на лугах научно-опытной станции Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР в Отрадном. Бот. журн., 54, 6. — Родин Л. Е., Н. И. Базилевич. (1966). Динамика органического вещества и биологический круговорот в основных типах растительности. Изд. «Наука». — Родин Л. Е., Н. П. Ремезов, Н. И. Базилевич. (1968). Методические указания к изучению динамики и биологического круговорота в фитоценозах. Изд. «Наука». — Солоневич Н. Г. (1971). К методике определения биологической продуктивности болотных растительных сообществ. Бот. журн., 56, 4. — Dyksterhuis E. J., E. M. Schmutz. (1947). Natural mulches or «litter» of grasslands; with kinds and amounts on a southern prairie. Journ. Ecology, 28, 2.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 30 IV 1970).

УДК (018).0001.2 : 576.32

В. Я. Александров и И. Г. Завадская

ДВИЖЕНИЕ ПРОТОПЛАЗМЫ КАК КРИТЕРИЙ УСТОЙЧИВОСТИ РАСТИТЕЛЬНЫХ КЛЕТОК К ДЕЙСТВИЮ ПОВРЕЖДАЮЩИХ АГЕНТОВ :

С 2 рисунками

V. JA. ALEXANDROV AND I. G. ZAVADSKAYA. THE PROTOPLASM MOVEMENT AS A CRITERION OF THE RESISTANCE OF PLANT CELLS TO THE DELETERIOUS EFFECT OF INJURIOUS AGENTS

Представлены доказательства необоснованности критики Л. В. Бакановой метода определения теплоустойчивости растительных клеток по влиянию нагрева на движение протоплазмы. По ее мнению, этот метод неприемлем в связи с тем, что высокая температура повышает вязкость и снижает скорость движения протоплазмы. Однако нами показано, что, несмотря на увеличение вязкости и снижение скорости движения протоплазмы при таких воздействиях, как тепловая закалка, обезвоживание, инфильтрация CaCl_2 , D_2O и другие, теплоустойчивость, определяемая по наличию движения протоплазмы, возрастает.

Указаны преимущества движения протоплазмы как критерия жизнеспособности растительных клеток при изучении действия повреждающих агентов.

Определение устойчивости растительных клеток к действию повреждающих агентов используется при изучении различных вопросов, важных в теоретическом и практическом отношении. В связи с этим существенное значение приобретает вопрос о выборе критерия для суждения об уровне клеточной резистентности. В зависимости от природы повреждающего агента при увеличении его дозы повреждение разных клеточных функций происходит в неодинаковой последовательности. Так, например, при действии интенсивного кратковременного нагрева наиболее уязвимыми являются движение протоплазмы, фототаксис хлоропластов и фотосинтез; гораздо менее чувствительными — дыхание и избирательная проницаемость протопласта, диагностируемая по выходу антоциана из клетки или по способности к плазмолизу (Александров, 1955). При действии холода порядка $1-2^\circ$ на теплолюбивые растения (огурец, кукуруза) в первую очередь страдает фотосинтез, а движение протоплазмы оказывается значительно устойчивее и прекращается при дозе, близкой к той, которая нарушает избирательную проницаемость клетки (Кислюк, 1964).

Для сравнительной оценки устойчивости клеток к какому-либо агенту, вообще говоря, правомочно пользоваться любым функциональным или структурным показателем. Однако в одних случаях выгоднее пользоваться наиболее чувствительным критерием, в других — более стойким. Для одних целей важен тест, дающий возможность судить о состоянии отдельных клеток (движение протоплазмы, плазмолиз, прижизненная окраска и т. д.), для других удобнее тест, характеризующий ткань в целом (дыхание, фотосинтез, выход веществ и клеток в среду и т. д.). При этом надо учитывать, что при сравнении объектов различного происхождения (относящихся к разным тканям или систематическим группам)

использование различных критериев может дать несходные результаты. Так, например, было показано, что движение протоплазмы клеток эпидермиса листьев *Campanula persicifolia* и *Tradescantia fluminensis* менее устойчиво к нагреву, чем движение в клетках ячменя *Hordeum sativum*. Однако дыхание у первых двух объектов теплоустойчивее, чем у ячменя (Александров, 1955). При сравнении аналогичных клеток близких видов меньше шансов натолкнуться на подобные противоречия. В тех же случаях, когда задача требует сравнения устойчивости систематически далеких объектов, например при сопоставлении действия гербицидов на представителей разных семейств, лучше не пользоваться случайными показателями, а изучать признаки, имеющие непосредственное отношение к задаче исследования: выживаемость растения, урожайность, образование алкалоидов и т. д. Во всех случаях нужно учитывать, что результат повреждения, по которому мы судим об устойчивости объекта, зависит от ряда обстоятельств: 1) степень и характер первичного повреждения, 2) деструктивное последствие, 3) нейтрализация клеткой действующего агента, 4) адаптивное повышение устойчивости, 5) репарация (Александров, 1963). В зависимости от выбора критерия и постановки опыта участие этих элементов в формировании результата повреждения будет неодинаково. Если критерием служит выживание растения после умеренной дозы агента, то итог может определяться всеми этими элементами. Если же сразу после краткосрочного повреждения для оценки используется быстро регистрируемый показатель, то определяется преимущественно устойчивость к первичному повреждению.

Как показала практика лаборатории цитофизиологии и цитозологии Ботанического института АН СССР, при изучении первичной теплоустойчивости клеток удобным тестом является движение протоплазмы. Между тем Л. В. Баканова в недавно опубликованной работе (1970) ставит под сомнение применимость движения протоплазмы для оценки жаростойкости клеток. Баканова исходит из работ П. А. Генкеля и сотрудников (см. Генкель и Цветкова, 1950, и др.), якобы показавших тесную, прямую зависимость между повышением вязкости протоплазмы и увеличением жаростойкости растений. Повышение же вязкости должно замедлять движение протоплазмы и тем самым снижать температуру, останавливающую движение. Таким образом, по Бакановой, вместо повышения теплоустойчивости этот критерий может показать ее снижение. Она считает определение влияния нагрева на движение протоплазмы косвенным методом и предлагает для оценки жаростойкости пользоваться «прямым лабораторным методом определения порога коагуляции белков протоплазмы».

Для подкрепления своих утверждений Л. В. Баканова приводит данные ряда специальных опытов. К сожалению, оценить результаты, полученные ею, нелегко, так как при их изложении она пренебрегает элементарными правилами, обязательными для каждой научной статьи. Автор предоставляет читателю самому догадываться о том, какие методы были использованы в работе. Так, например, жаростойкость характеризуется по температуре нагрева, вызывающего тот или иной эффект. При этом не сказано, сколько времени подвергался объект нагреву; неизвестно, исследовались ли срезы или высадки листьев; не указан плазмолитик и его концентрация; не говорится, в чем состояла предпосевная закалка, и т. д.¹ Все же мы постараемся разобраться в данных и аргументах Бакановой.

Остановимся прежде всего на методах. В работе Бакановой на разных объектах сопоставлены «температура порога коагуляции», температура, прекращающая движение протоплазмы и вязкость протоплазмы. В статье прямо не сказано, в чем состоял «прямой метод определения коагуляции белков протоплазмы», но, судя по ссылкам на

¹ Мы написали автору письмо с просьбой ответить на эти и другие недоуменные вопросы, но, к сожалению, письмо наше осталось без ответа.

работы П. А. Генкеля, речь идет об определении температуры нагрева, после которого клетка перестает реагировать плазмолизом при помещении в гипертонический раствор веществ, не проникающих в здоровую клетку. Но совершенно очевидно, что в клетке находятся белки, резко различающиеся по своей теплоустойчивости, и в широкой зоне температур одни белки будут коагулировать, другие — нет. Поэтому вообще непонятно, что подразумевается под «порогом белков протоплазмы». Еще менее понятно, почему «прямым» мерилom этого порога является потеря непроницаемости протоплазмы для плазмолитика. Потеря избирательной проницаемости при действии того или иного агента может быть результатом денатурации белков, не сопровождающейся коагуляцией, она может зависеть от изменений липоидов в клеточной мембране или от других причин. Непонятно, почему утрату избирательной проницаемости нужно называть «порогом коагуляции белков».

В качестве одного из объектов Л. В. Баканова исследовала листья *Elodea densa* (на этом, как и на других объектах, определялись «температура коагуляции белков» и температура, прекращающая движение протоплазмы). Давно уже было показано, что у элодеи, в отличие от многих других растений, под влиянием света начинается реактивное движение неподвижных ранее хлоропластов. Однако и при полной неподвижности хлоропластов в клетках элодеи видны быстрые токи протоплазмы, с которыми уносятся очень мелкие сферосомы (Штруггер, 1953; Александров, 1955). Каким критерием пользовалась Баканова, движением ли хлоропластов или сферосом, в статье не указано. Ответить на этот вопрос не помогают и ее данные о скорости движения протоплазмы клеток элодеи. По Бакановой, она порядка 0.5 мк/сек. (см. ее рис. 2). По данным же Зужицкого (Zurzycki, 1951), скорость движения сферосом около 6—8 мк/сек. В полном соответствии с этим нами отмечена скорость сферосом порядка 6—8 мк/сек., а скорость движения хлоропластов, возбужденных светом, достигает 4—5 мк/сек. Как показали наши опыты, свет, стимулируя движение хлоропластов, не оказывает влияния на те токи протоплазмы, которые перемещают сферосомы.

Вязкость протоплазмы, судя по надписи на ординате рис. 1, Баканова определяла по времени наступления плазмолиза. На основе данных, полученных этим методом, она утверждает, в частности, наличие разницы вязкости протоплазмы в клетках эпидермиса листового влагалища, колосковой и цветочной чешуи ячменя (какие клетки чешуи исследовались, не сказано). Однако совершенно очевидно, что время наступления плазмолиза прежде всего зависит от обстоятельств, не имеющих отношения к вязкости протоплазмы. Оно определяется тканевой проницаемостью для плазмолитика, разницей в осмотическом давлении клеточного сока и плазмолизирующего раствора (осмотическое давление клеточного сока у сравниваемых объектов не указано), от проницаемости протопласта для воды и плазмолитика. Таким образом, применение этого метода для суждения о вязкости протоплазмы неоправдано. Так обстоит дело с методами работы Л. В. Бакановой.

Рассмотрим теперь связь вязкости протоплазмы с жаростойкостью и утверждение Бакановой о неправомерности использования движения протоплазмы как критерия жаростойкости (в связи с зависимостью ее движения от вязкости). П. А. Генкель и К. А. Баданова (1956), столкнувшись с фактами, противоречащими их представлению о связи вязкости и теплоустойчивости, выдвинули тезис о наличии двух типов вязкости протоплазмы — «гидрофильной» и «структурной».

По их мнению, повышение жаростойкости связано лишь с увеличением «гидрофильной» вязкости, повышение же «структурной» вязкости снижает жаростойкость. Хотя подобный метафизический тезис ни доказать, ни опровергнуть невозможно, все же следует привести факты, которые вряд ли с ним совместимы.

Параллельное изучение изменения теплоустойчивости и вязкости протоплазмы при тепловом закаливании листьев традесканции показало, что

значительное повышение устойчивости функции движения протоплазмы может вообще не сопровождаться изменением вязкости (рис. 1). Вязкость в этих опытах определялась по времени, необходимому для смещения ядер при определенных условиях центрифугирования. Впрочем, метафизическая природа тезиса дает возможность парировать и это возражение: достаточно заявить, что при тепловой закалке одновременно повышается и «структурная», и «гидрофильная» вязкость.

Перейдем к основному выводу работы Л. В. Бакановой о том, что повышение жаростойкости, увеличивая вязкость протоплазмы, снижает

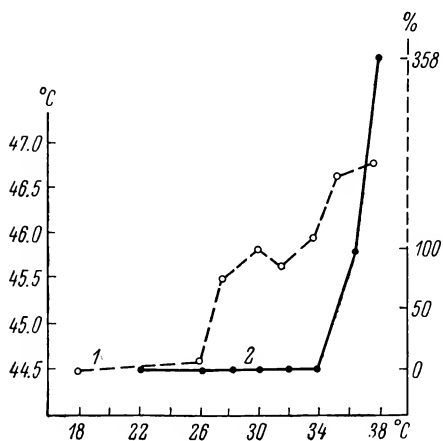


Рис. 1. Влияние температуры 41-часового закаливания и теплоустойчивость эпидермальных клеток листьев *Tradescantia fluminensis*.

По оси абсцисс — температура закаливания; правая ордината — отношение вязкости протоплазмы закаленных клеток к вязкости контрольных клеток; левая ордината — температура 5-минутного нагрева, останавливающего движение протоплазмы; 1 — теплоустойчивость; 2 — вязкость протоплазмы.

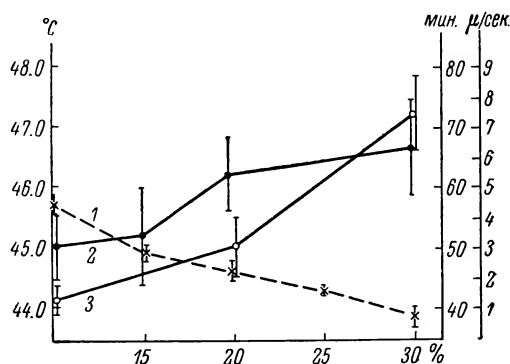


Рис. 2. Влияние обезвоживания отрезанных листьев на теплоустойчивость, вязкость и скорость движения протоплазмы эпидермальных клеток ячменя *Hordeum sativum* L.

По оси абсцисс — степень обезвоживания листьев; левая ордината — температура 5-минутного нагрева, останавливающего движение протоплазмы; на правой ординате — скорость движения протоплазмы; слева — вязкость протоплазмы; 1 — скорость движения протоплазмы; 2 — теплоустойчивость; 3 — вязкость протоплазмы.

скорость движения, а тем самым и температуру, необходимую для его остановки. В отличие от предыдущего тезиса, это положение опровергается рядом опытов. На рис. 1 видно, что при 41-часовом закаливании листьев традесканции примерно с 28° по мере повышения температуры закаливания повышается температура 5-минутного нагрева, необходимого для полной остановки движения протоплазмы. До 36° при этом никакого изменения вязкости не обнаруживается. Однако при 36 и 38° вязкость очень круто возрастает. Вместе с тем этот рост вязкости никак не отразился на кривой зависимости теплоустойчивости (диагностируемой по температуре, останавливающей движение протоплазмы) от температуры закаливания.

На рис. 2 показано изменение вязкости и скорости движения протоплазмы (определяемой по сферосомам) у клеток эпидермиса листа ячменя (сорта Краснодарский 2929) по мере развития водного дефицита при подсушивании отрезанных листьев. Постепенная потеря воды сопровождается повышением вязкости и снижением скорости движения протоплазмы. При этом, однако, температура остановки движения протоплазмы не падает, а растет.

При помещении высечек листьев традесканции в воду, содержащую 40—50% тяжелой воды (D_2O) происходит повышение вязкости и снижение скорости движения протоплазмы и одновременно с этим — повышение температуры 5-минутного нагрева, прекращающего движение протоплазмы (Alexandrov a. Denko, 1967).

К. А. Барабальчук (1969) на клетках традесканции показал, что при оптимальных условиях тепловой закалки температура остановки движения протоплазмы повышается на 3° , несмотря на то что скорость движения протоплазмы при этом оказывается сниженной на 50%. Еще ранее М. Д. Школьников и Л. Я. Штерман (1964) отметили снижение скорости движения протоплазмы при тепловой закалке и одновременно повышение теплоустойчивости движения протоплазмы на клетках *Campanula persicifolia*.

Подобного рода примеры можно было бы умножить, но и приведенные не оставляют сомнения в том, что замедление скорости движения протоплазмы отнюдь не означает снижения теплоустойчивости этой клеточной функции.

Сочетание снижения интенсивности функции с повышением ее устойчивости к нагреву можно наблюдать не только в отношении движения протоплазмы. М. И. Лютова (1958) показала, что при тепловой закалке листьев традесканции фотосинтез снижается, но при этом становится теплоустойчивее. После прекращения закалки скорость фотосинтеза возрастает и одновременно падает его теплоустойчивость. То же наблюдал А. Язкульев (1970) при естественной тепловой закалке злака *Aristida karelinii*. В опытах И. М. Кислюк (1962) тепловая закалка, повышая жаростойкость проростков пшеницы, одновременно подавляла на 15—25% их рост.

Все вышесказанное показывает, что аргументы Л. В. Бакановой не дают никаких оснований для дискредитации движения протоплазмы как одного из надежных показателей устойчивости клеток к нагреву или другим повреждающим воздействиям. Это ясно видно хотя бы из данных К. А. Барабальчука (1969), который оценивал повышение жаростойкости клеток при тепловой закалке листьев традесканции по ряду критериев. Он обнаружил максимальное повышение теплоустойчивости функции движения на 3° , а повышение способности сохранять избирательную проницаемость, диагностируемую по плазмолизу¹ и выходу антоциана, соответственно на 1.4 и 1.9° .

Движение протоплазмы как критерий жизнеспособности растительных клеток и устойчивости к действию повреждающих агентов обладает рядом важных достоинств: 1) будучи цитологическим показателем, он дает информацию о состоянии каждой клетки; 2) для наблюдения за движением протоплазмы не требуется изготовления срезов; если микроскопированию мешает структурированная кутикула, можно устранить это препятствие, помещая на кусочек ткани каплю вазелинового или силиконового масла (Александров, 1962; Александров и Шухтина, 1966; Мирославов, 1968); 3) использование этого критерия не связано с каким-либо дополнительным воздействием на клетки, поэтому он может быть многократно применен на одних и тех же клетках, а это важно при изучении изменения поврежденной клетки во времени; многократное же применение ряда других методов невозможно (например, прижизненное окрашивание) или опасно, так как может привести к искажению результатов (например, плазмолиз многократный); 4) определение наличия или скорости движения протоплазмы не требует длительного времени и может быть применено для изучения первичной устойчивости клеток; к сожалению, не у всех растительных клеток происходит движение протоплазмы.

В заключение следует сказать, что Л. В. Баканова, необоснованно критикуя методику определения устойчивости клеток по движению протоплазмы, тем самым создает неверное представление о ней у читателя. Так как это может принести вред исследованию вопросов клеточной резистентности, мы сочли необходимым ответить на опубликованную ею статью.

¹ Этот показатель П. А. Генкель, а затем и Л. В. Баканова по непонятным причинам называют «прямым методом определения порога коагуляции белков протоплазмы».

ЛИТЕРАТУРА

- Александров В. Я. (1955). Цитофизиологическая оценка различных методов определения жизнеспособности растительных клеток. Тр. БИН АН СССР, сер. IV, экспер. бот., 10: 308—365. — Александров В. Я. (1962). Применение сред, улучшающих микроскопическое изображение при прижизненном изучении растительных клеток. Цитология, 4, 1: 84—88. — Александров В. Я. (1963). Цитофизиологические и цитозоологические исследования устойчивости растительных клеток к действию высоких и низких температур. Тр. БИН АН СССР, сер. IV, экспер. бот., 16: 234—280. — Александров В. Я. и Г. Г. Шухтина. (1966). По поводу ответа П. А. Генкеля и Е. З. Окниной на критику З. А. Метлицким и М. М. Тюриной их книги «Состояние покоя и морозоустойчивость плодовых растений» (1964). Бот. журн., 51, 9: 1361—1365. — Баканова Л. В. (1970). Изучение сравнительной жароустойчивости листьев и колосковых чешуй у некоторых злаков. Физиолог. раст., 17, 1: 133—139. — Барабальчук К. А. (1969). Реакция термолabileльных и термостабильных функций растительной клетки на действие тепловой закали. Цитология, 11, 8: 1021—1032. — Генкель П. А. и К. А. Баданова. (1956). Значение вязкости протоплазмы и устойчивости растений к высоким и низким температурам. Физиолог. раст., 3, 5: 455—463. — Генкель П. А. и И. В. Цветкова. (1950). Влияние солей на вязкость протоплазмы и жароустойчивость растительных клеток. ДАН СССР, 74, 5: 1025—1029. — Кислюк И. М. (1962). Повышение жаростойкости молодых растений хлебных злаков при тепловой и холодовой закатках. Бот. журн., 47, 5: 713—715. — Кислюк И. М. (1964). Исследование повреждающего действия охлаждения на клетки листьев растений, чувствительных к холоду. В сб.: Цитологические основы приспособления растений к факторам среды: 168—184. — Лютова М. И. (1958). Изучение фотосинтеза на клетках с экспериментально повышенной устойчивостью. Бот. журн., 43, 2: 283—287. — Мирославов Е. А. (1968). По поводу статьи П. А. Генкеля, Е. З. Окниной и Л. В. Бакановой «К физиологии состояния покоя у растений», опубликованной в № 8 Ботанического журнала за 1968 г. Бот. журн., 53, 9: 1308—1309. — Школьникова М. Д. и Л. Я. Штерман. (1964). Влияние нагрева на скорость движения протоплазмы и теплоустойчивость растительных клеток. В сб.: Клетка и температура среды: 200—204. — Штруггер З. (1953). Практикум по физиологии растительных клеток и тканей. Под ред. П. А. Генкеля. — Якулев А. (1970). Сезонные и суточные изменения теплоустойчивости клеток, фотосинтеза и водного дефицита листа *Aristida karelinii* (Trin. et Rupr.) Roshev. Бот. журн., 55, 7: 938—946. — Alexandrov V. Ya. a. E. I. Denko. (1967). Adaptation of plant cells to heavy water (D₂O). Studia biophysica, 4: 135—143. — Zurzycki J. (1951). Wplyw temperatury na ruch plazmy u *Elodea densa* Casp. Acta Soc. Botanico-rum Poloniae, 21, 1—2: 241—264.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 4 IX 1970).

УДК 581.4 : 581.14 (018).0001.2 : 631.175 : 582.542.1

А. О. Джаилова

**ОПЫТ ПРИМЕНЕНИЯ БИОЛОГО-МОРФОЛОГИЧЕСКОГО МЕТОДА
ПРИ ИЗУЧЕНИИ ПРОДУКТИВНОСТИ ЗЛАКОВ**А. О. JALILOVA. THE BIOLOGO-MORPHOLOGICAL METHOD
IN THE STUDIES ON THE PRODUCTIVITY OF GRASSES

На примере некоторых видов злаков — *Anthoxanthum odoratum*, *Alopecurus pratensis*, *Agrostis tenuis* и *Dactylis glomerata* выявлена динамика нарастания, отмирания и разложения растительной массы побегов разных генераций одной особи. Показано, что максимальный вес особи злака, установленный в серии последовательных укосов в течение вегетации, далеко не полностью характеризует ее биологическую продуктивность. На основе изучения биолого-морфологических особенностей рассматривается вопрос о сроках учета чистой первичной продукции и закладки образцов для определения скорости разложения растительной массы.

В настоящее время изучение биологической и хозяйственной продуктивности фитоценозов в известной мере тормозится отсутствием стандартизированной методики исследования (Лавренко и Федоров, 1970). Эта методика должна быть основана на знании биолого-морфологических особенностей компонентов растительных сообществ (Серебряков, 1952а, Серебрякова, 1956; Борисова и Попова, 1966; Лавренко и Понятовская, 1967, и др.). Без этого невозможно правильно оценить продуктивность как отдельного растения, так и определенной биологической группы растений и целого растительного сообщества за определенный период времени. Используя биолого-морфологический метод (Серебряков, 1952а, Серебрякова, 1956; Борисова и Попова, 1966, и др.), мы попытаемся это показать на примере анализа отдельных видов злаков.

Проводимая нами работа представляет часть комплексного исследования продуктивности мелкозлаково-разнотравных и разнотравно-мелкозлаковых луговых сообществ — типичных для Северо-Запада РСФСР (Понятовская, 1969).

Задачей нашего исследования было изучение нарастания и отмирания массы побега и особи у некоторых видов луговых злаков в течение года от начала до конца их вегетации. Работа выполнялась на стационаре Ботанического института АН СССР в Отрадном (Карельский перешеек, Ленинградская область, Приозерский район) в 1968—1970 гг.

Исследовались виды злаков, доминирующие в мелкозлаково-разнотравных сообществах и определяющие их продуктивность.

Наблюдения велись в естественном луговом травостое и в чистых разреженных посевах на делянках питомника. Почва дерново-подзолистая супесчаная.

Сезонный ритм нарастания и отмирания растительной массы изучался на отдельных этикетированных озимых и весенних побегах при 20-кратной повторности. Определение количества побегов особи и абсолютно сухого веса ее надземной и подземной частей на ранних стадиях развития (от проростка до прекращения активной вегетации на первом году жизни) проводились в 25-кратной повторности. Со второго года жизни особей в связи с усложнением их структуры и возрастающей трудоем-

костью подобных работ мы ограничились 10-кратным определением средних величин. Столько же повторностей было в работах исследователей, изучавших продуктивность особи у *Phleum pratense* (Langer, 1957), *Festuca arundinacea* (Robson, 1968a, б) и *Nardus stricta* (Perkins, 1968), формирование дерновин и жизненный цикл щучки *Deschampsia caespitosa* L. и *Nardus stricta* (Персикова, 1959a, б).

Варианты опыта — косимый и некосимый участки. Наблюдения были круглогодичными; в бесснежный период интервалы между сроками учета составляли 1—5 дней или 1—4 недели (в зависимости от предмета исследования), а в период, когда был снеговой покров, — 2 месяца.

Учитывались: 1) начало развития побега из почки; 2) начало роста корней и корневищ; 3) сумма листьев, развивающихся на генеративном побеге; 4) продолжительность жизни листа; 5) продолжительность жизни побега; 6) скорость отмирания листа; 7) скорость отмирания стебля (соломины); 8) число и соотношение вегетативных и генеративных побегов особи; 9) число и соотношение озимых и весенних побегов особи; 10) абсолютно сухой вес и соотношение между массой живых и мертвых частей побега и особи в разные сезоны года; 11) абсолютно сухой вес подземных органов особи до глубины 0—25 см; 12) темп распада отмирающих надземных частей растения.

Скорость разложения растительной массы определялась в специальных опытах. Исследовались многолетние луговые злаки: *Alopecurus pratensis*, *Anthoxanthum odoratum*, *Agrostis tenuis* и *Dactylis glomerata*. Для сравнения мы изучали одного представителя разнотравья — *Alchimilla monticola*. Из отмерших в конце лета частей растений — листовых пластинок, черешков, стеблей, готовились отдельные навески по 1—2 г, которые помещались в капроновые сетчатые мешочки (размером 8×12 см). Повторность была 25-кратной. Мешочки укладывались на поверхность почвы между стеблями в травостое. При закладке учитывалась влажность растительных образцов. Убыль в весе определялась через каждые 2 месяца по сравнению с исходной величиной. В каждый срок с поля бралось по 3 мешочка. Содержимое их доводилось до абсолютно сухого состояния в термостате при 105° и взвешивалось на электрических технических весах ВЛТК-500.

Надземную массу (вес) генеративного побега злака определяют три его элемента: листья, стебель и соцветие. Количество листьев, развивающихся до соцветия на генеративном побеге, представляет у злаков довольно стойкий видовой признак. Это показала в своей работе Т. И. Серебрякова (1969). Она ссылается также на данные ряда исследователей. Так, Лэмп (Lamp, 1952) показал, что у *Bromus inermis* и других злаков соцветие может заложиться только после образования определенного минимального числа листьев. Уменьшение фотосинтезирующей поверхности путем обрезки пластинок листьев пшеницы не вызвало образования дополнительных листьев до соцветия (Sharman, 1942). Подкормки различными удобрениями как хлебных (Purvis, 1934), так и луговых злаков — *Bromus inermis* и *Phleum pratense* (Смелов и др., 1951) — не приводили к изменению числа листьев на побеге. При этом возрастали величина, а иногда и скорость развертывания листьев.

Отметим также, что количество корней на побегах злака обусловлено прежде всего не условиями произрастания, а числом листьев и узлов в зоне кущения (Мельник, 1970). Число же листьев и узлов зависит от времени развертывания и длительности жизни побега (Серебрякова, 1969; Мельник, 1970). Побеги летне-осеннего кущения, обладающие более продолжительным циклом развития, более олиственны в зоне кущения, чем весенние побеги. В связи с этим следует ожидать, что на озимых побегах формируется больше корней, чем на весенних.

Нашей работе предшествовало определение числа листьев, развивающихся на озимых и весенних побегах у всех исследованных злаков в густом (2500—3000 побегов на 1 м²) естественном луговом сообществе и в чистом разреженном посеве на делянках, где площадь питания особи

составляла 25×25 см. Оказалось, что число листьев на побеге в обоих случаях было одинаковым. Условия жизни отразились лишь на величине отдельных частей побега. Так, в естественном фитоценозе листья, стебли и соцветия были значительно мельче, чем в питомнике. По-видимому, листовая масса побега, изменяющаяся в зависимости от условий среды, определяет размеры и массу (вес) остальных его частей, в том числе и подземных органов.

Учитывая устойчивость некоторых изученных признаков, связанных с внутренними, генетическими факторами, мы проводили наши исследования в основном в питомнике. В условиях последнего, в отличие от естественного сообщества, возможен более детальный анализ нарастания растительной массы побегов особи, сменяющих друг друга во времени. Это позволяет выявить основные закономерности годового хода накопления растительной массы как в надземной, так и в подземной сферах. Подобные сведения важны для решения проблемы учета биологической продуктивности сложного травяного сообщества, неоднородного по возрастному составу, ритму нарастания, отмирания и распада массы составляющих его видов.

Исследования наши только начаты. В настоящем сообщении мы излагаем первые результаты. Приведенные ниже данные относятся в основном к некосимому варианту.

Годичный прирост многолетних луговых злаков определяется двумя генерациями побегов: летне-осенней и весенней. Развитие из почек побегов летне-осенней генерации начинается в июле и продолжается до периода наступления низких температур — середины—конца октября. У *Anthoxanthum odoratum*, *Alopecurus pratensis* и *Dactylis glomerata* побеги, сформировавшиеся в июле—августе, к зиме развивают 4—9 листьев; из них уходят под снег зелеными 3—4, до весны доживают 2—3, остальные отмирают вследствие достижения естественного предела жизни или в результате воздействия низких температур. Побеги, развившиеся в конце сентября—начале октября, имеют 1—2 недоразвитых листочка. На перезимовавших побегах весной разворачиваются новые листья. Всего у озимого побега *Anthoxanthum odoratum* и *Alopecurus pratensis* формируется до соцветия 7—12 листьев (из них 3—4 листа являются стеблевыми), у *Dactylis glomerata* — 11—16 листьев (в том числе 4—5 на стебле).¹ За период летне-осеннего кущения эти виды образовали примерно 15—20% биомассы от ее общей годовой продукции.

После вынужденного зимнего покоя весной озимые побеги продолжают свой рост, а из перезимовавших почек развиваются новые. У весенней генерации побегов развивается примерно такое же количество листьев, как и у побегов, появившихся в конце летне-осеннего кущения. Побеги весенней генерации заканчивают свой цикл развития одновременно с озимыми — в конце лета. Побеги как с более длинным, так и более коротким периодом внепочечного развития имеют максимальный вес в фазе цветения или в начале фазы созревания семян.

По сравнению с весенним кущением развитие озимых побегов сильно растянуто во времени; они появляются непрерывно с июля до глубокой осени в базальной части («зоне возобновления» или «кущения» — Troll, 1964; Серебрякова, 1969) материнских побегов — цветущих, плодоносящих, заканчивающих или закончивших свой цикл развития. С кущением связано образование новых органов в подземной сфере. Новые корни начинают расти одновременно с разворачиванием побегов из почки. Однако в начальный период роста побега корни растут менее интенсивно, чем позже, при более развитой листовой поверхности. Так, новые корни побегов, начавших расти в июле или августе и образовавших до конца октября 6—7 листьев, у *Dactylis glomerata* удлинлись за этот период

¹ Варьирование числа листьев на побегах особи связано с временем их появления (Серебрякова, 1969; Мельник, 1970). Побеги, появившиеся в начале летне-осеннего кущения (в июле—августе), более олиственны, чем в конце его (в октябре).

в среднем на 23 см, у *Anthoxanthum odoratum* — на 18,8 см и у *Alopecurus pratensis* — на 18 см. Корни же побегов, появившихся позже, были значительно короче — 6,6—8,6 см.

Осенний максимум роста корней начинается в конце августа или начале сентября и прекращается под влиянием низких температур. После перезимовки корни побегов летне-осенней генерации продолжают расти,¹ а у весенних побегов образуются новые корни. Например, у *Dactylis glomerata* в конце апреля 1969 г. после схода снега и возобновления ассимиляционной деятельности корни озимых побегов в течение первых двух недель вегетации удлинлись на 3,5—4 см, а на весенних побегах выросли новые корни длиной в 1—4 см.

Воздействие почвенных факторов, в частности термического режима, на деятельность корневой системы луговых трав изучено слабо. Известно, что пониженная температура почвы отражается на толщине, ветвлении и весе корней некоторых травянистых растений (Дадыкин, 1948, 1950). У ели сосущие корни начинают весенний рост при прогревании почвы до 4—5° (Ladefoged, 1939) или 6—8° (Орлов, 1960, 1966); осенью при охлаждении поверхностных слоев почвы до 8—10° их рост еще не затухает полностью (Орлов, 1966).

У корневищного злака *Agrostis tenuis* нарастание надземной и подземной массы побегов идет одновременно, как у побегов рыхлокустовых злаков *Anthoxanthum odoratum*, *Alopecurus pratensis* и *Dactylis glomerata*, или же сначала начинает расти подземная часть — корневище.

Надземная часть побега формируется после выхода верхушечной почки корневища на поверхность почвы. Первые розетки укороченных вегетативных побегов развиваются осенью (в сентябре—октябре), корневищные части их к этому времени достигают 9—16 см длины, а придаточные корни корневища углубляются на 11—12 см. После перезимовки озимые розеточные побеги продолжают расти.

Поскольку летне-осенняя генерация побегов представляет собой начальную фазу развития генеративных побегов будущего года, возникает вопрос о первом сроке учета годовой продукции злаков. Первый учет надземной массы следует проводить осенью (примерно в середине октября — после окончания активной вегетации, в период подготовки растений к зиме), а не весной, как это принято. Это необходимо потому, что во время вынужденного зимнего покоя часть зеленой массы побегов летне-осенней генерации (в основном листья, развернувшиеся в июле—августе) не только отмирает (вследствие достижения естественного предела жизни или в результате действия низких температур), но и разлагается. Например, по нашим данным, у *Anthoxanthum odoratum* за этот период отмерло 84% образовавшейся зеленой массы, у *Alopecurus pratensis* — 70%, у *Agrostis tenuis* — 95%; у *Alopecurus pratensis*, *Agrostis tenuis* и *Dactylis glomerata* произошел распад 20% отмершей массы, а у *Anthoxanthum odoratum* — 26%.

Таким образом, производя первый укос весной, мы не можем получить правильного представления о максимальной величине годовой продукции надземной массы злаков. Нельзя ее установить и по массе отмерших органов растений без соответствующей поправки на распад. У большинства видов злаков и разнотравья побеги, достигающие полного развития в следующем году, начинают расти в предшествующий летне-осенний период (Серебрякова, 1956). Это широко распространенное у луговых растений явление, известное под названием отавности (Серебряков, 1959б), необходимо учитывать при разработке методики определения биологической продуктивности, при изучении динамики органического вещества и биологического круговорота зольных элементов и азота в луговых сообществах.

Каждый озимый побег формирует свою систему корней, поэтому первый учет подземных органов злаков следует проводить одновременно

¹ В фазу плодоношения или отмирания побега осеннего кущения его корни достигают максимальной глубины (Смелов и Любская, 1940).

с учетом надземной массы осенью. При весенних определениях корневой массы необходимо принимать во внимание, что после схода снега, с началом вегетации, подземная сфера злаков пополняется новой корневой массой за счет продолжения роста корней озимых побегов и появления новых корней на весенних побегах. Следует также учитывать, что уменьшение веса корней может произойти не только из-за частичного их разложения, но и вследствие оттока запасных веществ в надземные органы в течение зимнего периода и при активизации их роста весной.

Известно, что полного прекращения жизнедеятельности, в том числе и роста, в течение зимнего периода нет у большинства древесных, кустарниковых и травянистых луговых растений (Серебряков, 1947, 1952а, 1959а). Почки древесных пород, например, в условиях Москвы продолжают рост в течение января и февраля при температуре -10° (Железнов, 1951, — цит. по: Серебряков, 1952а : 122). Отмечено также увеличение сырого и сухого веса и линейных размеров почек некоторых древесных пород в период с 22—25 января до середины апреля (Железнов, 1951, — цит. по: Серебряков, 1959а : 48).

У озимых побегов исследуемых нами злаков возможен видимый подснежный рост — некоторое увеличение размеров листьев, зимующих в зеленом состоянии, но полностью не развернувшихся осенью, и разворачивание новых листьев; это замечено нами у *Anthoxanthum odoratum*, *Alopecurus pratensis* и *Dactylis glomerata* в конце января — начале февраля 1969 г. Эти виды не обладают органическим зимним покоем. Отдельные особи всех изучаемых нами злаков, выкопанные из-под снега 5 февраля 1970 г. и пересаженные в стеклянный сосуд с почвой, сразу же начинали интенсивно расти. У них раскрылись почки и появились новые листья на зимующих побегах. Разворачивание и интенсивный рост листьев при отсутствии для их развития необходимых условий — тепла и света сменяются их быстрым засыханием (Васильева, 1970). У исследованных нами особей отмечался и рост новых корней. В лабораторных условиях в течение первых полутора недель они удлинялись на 5—12—15 см.

Особь злака состоит из побегов с разной продолжительностью жизни. Большинство их живет значительно меньше года (Langer, 1956, 1957; Robson, 1968). Однако есть побеги, длительность жизни которых (с момента разворачивания почки) больше года. Такие побеги встречаются у *Phleum pratense*; по данным Т. И. Серебряковой (1956), они живут 13—14 месяцев, по данным Лангера (Langer, 1956), — 12,5 месяцев. У *Agropyron repens* (*Elytrigia repens*) генеративный побег может жить до 13 месяцев, а удлинённый вегетативный — до 14—16 месяцев (Серебрякова, 1956). Есть виды, у которых цикл развития побегов продолжается 3 вегетационных периода, например у *Dactylis glomerata* (Серебрякова, 1956) и *Nardus stricta* (Perkins, 1968), или даже 4—5 вегетационных периодов, как например у *Deschampsia caespitosa* (Серебрякова, 1956; Персикова, 1959а) и *Poa pratensis* (Серебрякова, 1956). Но этот тип побегов встречается нечасто (Серебрякова, 1956; Серебряков, 1959б) и их доля в общей массе особи мала. Примером этого может служить *Nardus stricta* (Perkins, 1968). По данным З. И. Персиковой (1959б), белоус в генеративный период (Работнов, 1950) имеет преимущественно двухлетние и однолетние побеги, причем часть последних отмирает, не достигнув двухлетнего возраста.

В наших условиях у исследуемых нами злаков единичные озимые побеги живут 13 месяцев. Основная же масса их имеет предел жизни 10—12 месяцев. Весенние побеги, проходящие полный цикл развития, живут 4—5 месяцев. В целом надземная масса особи полностью обновляется через год или 13 месяцев. Подземные органы ее живут дольше — в возрасте двух лет они были еще живые.

Длительность жизни корней многолетних злаков различна. Установлено наличие корней 3-летнего возраста у *Phleum pratense*, *Festuca pratensis*, *Bromus inermis*, *Alopecurus pratensis* и *Poa pratensis* и корней 9-летнего возраста у плотнокустового злака *Nardus stricta*. Пока-

зано также, что корни в возрасте 2, 3, 4 лет жизни и еще более старые участвуют в поглощении, передвижении и выделении веществ, хотя и менее интенсивно, чем корни первого года жизни (Татарина, 1961, 1964). По данным Персиковой (1959а, б), у взрослой особи *Nardus stricta*, вступившей в генеративный период, придаточные корни начинают отмирать на 5—6-й год, а корневищная часть побега — на 6—7-й год; у *Deschampsia caespitosa* придаточные корни живут приблизительно 3—4 года, а корневищные части побега начинают отмирать на 6—7-й год жизни.

Листья побегов исследуемых нами злаков, заканчивающих цикл развития за один вегетационный период, отмирают примерно через 2—4 месяца после их появления, а листья побегов, проходящих цикл развития в течение одного года или несколько более, живут различное время — 2—4 (весенне-летние) и 8—9 (осенне-зимние) месяцев.¹ Такую же продолжительность жизни имеют развернувшиеся листья злаков заливных лугов р. Оки (Серебрякова, 1956).

Жизнь листа злака существенно изменяется под влиянием факторов внешней среды. Так, высокий уровень азотного питания *Phleum pratense* и *Roegneria fibrosa* ускоряет формирование листьев, увеличивает их размеры и длительность жизни (Мельник, 1970). Немалую роль в жизни листьев играет температурный режим. Например, длительность жизни зимующих листьев увеличивается, так как сильно замедляются их жизненные процессы.

Отмирание органов растения злаков, достигших естественного предела жизни, происходит особенно интенсивно в фазу осыпания семян. С прекращением притока ассимилятов к соцветию скорость отмирания побегов резко возрастает; одновременно отмирают 2—3 листа в той последовательности, в какой они появляются. У *Anthoxanthum odoratum*, *Alopecurus pratensis* и *Dactylis glomerata* средняя скорость отмирания за сутки у листа составляет около 0.5 см, у стебля — 3—4.5 см; продолжительность отмирания листа 1—1.5 месяца, стебля 0.5—1 месяц. Ритм отмирания генеративных и удлиненных вегетативных побегов у *Agrostis tenuis* несколько иной. У некоторых из этих побегов, особенно удлиненных вегетативных, нижняя часть долгое время остается живой.

Побеги особи проходят этапы развития не одновременно; надземная масса растения состоит из старых (отмирающих) и молодых, но уже заканчивающих рост (или молодых, растущих) побегов и листьев, поэтому мертвое органическое вещество образуется непрерывно.

Первые листья летне-осенней генерации побегов начинают отмирать в октябре. По нашим данным, к этому времени у *Anthoxanthum odoratum* было 4.7% мертвых органов (от всей надземной массы особи), а у *Agrostis tenuis* — 23.4%. С наступлением низких температур и выпадением снега процент отмерших органов резко возрос и достиг максимума во время пребывания растений под снегом. Так, мертвые части особи *Anthoxanthum odoratum* в начале зимы (2 XII 1968) составляли 44.4%, а в конце ее (в феврале) — 70%, у *Agrostis tenuis* соответственно 85% и 94.8%. Весной накопление мертвых органов растения продолжается. Вскоре после схода снега, с разворачиванием новых листьев на озимых побегах, отмирают перезимовавшие листья. Летом образование мертвого органического вещества идет за счет отмирания листьев, развернувшихся весной, как на озимых побегах, так и на весенних. В конце лета в надземной сфере особи отмирают побеги обеих генераций; остаются живыми лишь их базальные части,² обычно никогда не возвышающиеся над поверхностью почвы (Серебрякова, 1969), и корни. Зеленую массу особи в это время составляют новые побеги, которые достигают полного развития в следующем году.

¹ Началом жизни листа мы считали начало его разворачивания при раскрытии почки (Серебряков, 1952б).

² Длительность жизни базальных частей побегов многолетних злаков различна. После отмирания стебля (соломины) они живут у *Beckmannia eruciformis* менее года, у *Digraphis arundinacea* — 3—4 года (Соловьева, 1957, 1958).

Отмершие надземные части луговых растений за год не успевают полностью минерализоваться. По нашим данным, у представителей группы разнотравья, например у *Alchimilla monticola*, в течение года разложилось 65% исходной массы, а у злаков значительно меньше, например у *Alopecurus pratensis* всего лишь 30%. Распад шел интенсивнее в осенние месяцы (сентябрь—октябрь); в этот период разрушилось 62% (от всей массы, минерализовавшейся за год). В остальное время распад происходил значительно медленнее. Разные части растения разрушались с неодинаковой скоростью. Листовые пластинки, например, распадались быстрее, чем черешки или стебли.

Представление о том, что максимальная надземная масса (вес) злаков, полученная в серии последовательных укосов, характеризует их биологическую продуктивность, является ошибочным. Побег имеет максимальный вес в фазе цветения или в начале фазы созревания семян. В этот период растительная масса особи в основном состоит из генеративных побегов, т. е. из стеблей, стеблевых листьев и репродуктивных органов (соцветия, плоды). Но это не вся растительная масса, сформированная побегами в течение их жизни. В эту массу, как правило, не входят листья, развившиеся раньше стеблевых, которые ко времени максимума веса побегов не только отмирают, но и в какой-то степени разрушаются (особенно листья озимых побегов). Эту потерю, по-видимому, можно определить путем подсчета на основе определения величины распада мертвых органов растений за сутки в интервалах между укосами (Wiegert a. Evans, 1964).

Скорость распада отмерших частей растения существенно изменяется в зависимости от степени распада и от сезона года. Поэтому образцы для определения темпа их разложения целесообразно закладывать в каждый срок учета.

Летне-осенняя и весенняя генерации побегов, обуславливающие годовой прирост особи злака, начинают сменяться новым поколением побегов еще до завершения полного цикла их развития. Побег, возникший из почек, расположенных в подземной или приземной части материнских побегов, дадут основную массу в будущем году. С отмиранием и переходом побегов более старых поколений в опад усиливается приток питательных веществ к формирующимся побегам нового поколения, что обуславливает их интенсивный рост.

В течение года у особи злака наблюдается два периода интенсивного нарастания и увеличения растительной массы: первый — летне-осенний (июль—октябрь); второй — весенне-летний (май—июль). Эти периоды чередуются с двумя периодами интенсивного отмирания: первый — зимне-весенний (ноябрь—апрель), второй — летне-осенний (август—начало сентября), с ноября по апрель включительно переходят в опад листья озимой генерации побегов, а в августе—начале сентября — главным образом стебли (соломины), стеблевые листья, соцветия побегов обеих генераций (озимой и весенней).

Проведенные исследования показали, что ход нарастания, отмирания и разложения растительной массы специфичен не только для видовых популяций (составляющих сообщество) и их возрастных групп, но и для разных генераций побегов одной и той же особи.

ЛИТЕРАТУРА

Борисова И. В. и Т. А. Попова. (1966). Значение исследования биолого-морфологических особенностей растений для разработки методики учета их биологической продуктивности. Бот. журн., 51, 9. — Васильева Л. П. (1970). Ритм годичного развития растений причерноморской степи. Бюлл. МОИП, отд. биол., 1. — Дадькин В. П. (1948). Новое о корневых системах дикой и культурной растительности в районах вечной мерзлоты. ДАН СССР, 59, 3. — Дадькин В. П. (1950). К познанию корневых систем растительности, развивающейся на холодных почвах. Бюлл. МОИП, отд. биол., 3. — Лавренко Е. М., В. М. Понятовская. (1967). Основные вопросы изучения биологической продуктивности надземных растений и их сообществ. Бот. журн., 52, 11. — Лавренко Е. М. и Ал. А. Федоров. (1970). Со-

стояние и перспективы развития ботанической науки в СССР. Бот. журн., 55, 3. — Мельник Н. С. (1970). Особенности органогенеза луговых злаков ярового типа развития в связи с факторами внешней среды. Автореф. канд. диссерт. — Орлов А. Я. (1960). Рост и возрастные изменения сосущих корней ели *Picea excelsa* Link. Бот. журн., 45, 6. — Орлов А. Я. (1966). Влияние избытка влаги и других почвенных факторов на корневые системы и продуктивность еловых лесов южной тайги. В сб.: Влияние избыточного увлажнения почв на продуктивность лесов. — Персикова З. И. (1959а). Большой жизненный цикл щучки *Deschampsia caespitosa* L. В сб.: Вопросы биологии растений. — Персикова З. И. (1959б). Формирование дерновин и жизненный цикл белоуса торчащего. Бюлл. МОИП, отд. биол., 5. — Понятовская В. М. (1969). Дальнейшее развитие работ А. П. Шенникова на лугах научно-опытной станции Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР в Отрядном. Бот. журн., 54, 6. — Работнов Т. А. (1950). Жизненный цикл травянистых растений. Тр. БИН АН СССР, сер. III, Геоботаника, 6. — Серебряков И. Г. (1947). О ритме сезонного развития растений подмосковных лесов. Вестн. Моск. унив., 6. — Серебряков И. Г. (1952а). Морфология вегетативных органов высших растений. — Серебряков И. Г. (1952б). О длительности жизни листа и факторах, ее определяющих. Уч. зап. Моск. гос. пед. инст. им. В. П. Потемкина, XIX, 6. — Серебряков И. Г. (1959а). Период покоя у некоторых травянистых и древесных растений Подмосквия. В сб.: Вопросы биологии растений. — Серебряков И. Г. (1959б). Типы развития побегов у травянистых многолетников и факторы их формирования. В сб.: Вопросы биологии растений. — Серебрякова Т. И. (1956). Побегообразование и ритм сезонного развития растений заливных лугов средней Оки. Уч. зап. Моск. пед. инст. им. В. И. Ленина, 97, 3. — Серебрякова Т. И. (1969). О ритмичности в структуре и онтогенезе побегов злаков. Бюлл. МОИП, отд. биол., 4. — Сметлов С. П. и А. Ф. Любская. (1940). Глубина проникновения корней в почву у луговых злаков. Вестн. с.-х. науки, 6. — Сметлов С. П., О. Ф. Фармаковская и Н. К. Татарникова. (1951). Олиственность побегов у луговых злаков в связи с периодом их возникновения и подкормкой. Вопросы кормодобычания, 3. — Соловьева Н. А. (1957). О формировании и развитии бекмании обыкновенной (*Beckmannia eruciformis* [L.] Host.) при семенном возобновлении в условиях поймы. ДАН СССР, 117, 2. — Соловьева Н. А. (1958). О формировании и развитии канареичника тростниковидного (*Digraphis arundinacea* [L.] Trin.) при семенном возобновлении в условиях поймы. Научн. докл. высш. школы. Биол. науки, 4. — Татарникова Н. К. (1961). О длительности жизни корней луговых злаков. Бот. журн., 46, 7. — Татарникова Н. К. (1964). Методика изучения длительности жизни корней у луговых злаков. Бот. журн., 49, 5. — Ladefoged K. (1939). Untersuchungen über die Periodizität in Ausbruch und Längewachstum der Wurzeln bei einigen unseren gewöhnlichsten Waldbäume. — Lamp H. F. (1952). Reproductive activity in *Bromus inermis* in relation to phases of tiller development. Bot. Gaz., 113, 4. — Langer R. H. M. (1956). Growth and nutrition of timothy (*Phleum pratense*). I. The life history of individual tillers. Ann. Appl. Biol., 44 (1). — Langer R. H. M. (1957). Growth and nutrition of timothy (*Phleum pratense*). II. Growth of the plant in relation to tiller development. Ann. Appl. Biol., 45 (3). — Perkins D. F. (1968). Ecology of *Nardus stricta* L. 1. Annual growth in relation to tiller phenology. Journ. Ecol., 56, 3. — Purvis O. N. (1934). An analysis of the influence of temperature during germination on the subsequent development of certain winter cereals and its relation to the effect of length of day. Ann. Bot., 48. — Robson M. J. (1968a). A comparison of British and North African varieties of tall fescue (*Festuca arundinacea*). IV. Tiller production in single plants. Journ. Appl. Ecol., 5, 2. — Robson M. J. (1968b). The changing tiller population of spaced plants of S. 170 Tall Fescue (*Festuca arundinacea*). Journ. Appl. Ecol., 5, 3. — Sharman B. C. (1942). Onset of reproduction phase in grasses and cereals. Nature, 150, 37–98. — Troll W. (1964). Die Infloreszenzen. 1. — Wiegert R. G. a. F. G. Evans. (1964). Primary production and the disappearance of dead vegetation on an Old Field in southeastern Michigan. Ecology, 45, 1.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 9 VI 1970).

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.145 : 582.736+582.951.6 (98) (47)

В. Ф. Шамурин и Е. А. Тихменев

ЦВЕТЕНИЕ И ПЛОДОНОШЕНИЕ БОБОВЫХ (*LEGUMINOSAE*)
И НОРИЧНИКОВЫХ (*SCROPHULARIACEAE*)
НА ОСТРОВЕ ВРАНГЕЛЯ

С 3 рисунками

V. F. SHAMURIN AND E. A. TIKHMENEV. FLOWERING
AND FRUCTIFICATION IN *LEGUMINOSAE* AND *SCROPHULARIACEAE*
IN THE WRANGEL ISLAND

Бобовые (11 видов) и норичниковые (8 видов) на о. Врангеля регулярно посещаются и опыляются шмелями (4 вида). Последовательное зацветание различных видов из указанных семейств создает постоянную кормовую базу для питания шмелей, обеспечивающих высокий процент завязывания плодов. В изолированных от насекомых соцветиях завязывание плодов было ничтожным. Наиболее обильное плодоношение в районе бухты Сомнительной, где в 1966—1967 гг. проводились наблюдения, отмечено на южных склонах прилегающих гор, которые являются оптимальными местообитаниями в микроклиматическом и биоценоотическом (по обеспеченности шмелями) отношениях.

Бобовые и норичниковые являются одними из самых типичных представителей энтомофильных растений во флоре Арктики. Специфическое строение их цветков показывает приспособленность к опылению длиннохоботными крупными насекомыми.

В 1966—1967 гг. нами проводились наблюдения по антокологии растений о. Врангеля, характеризующегося очень жесткими погодными условиями. Согласно Прикладному климатологическому справочнику Северо-Востока СССР (1960), для острова характерны чрезвычайно низкие температуры летних месяцев. Средняя температура июня составляет 0.5°, в июле она поднимается до 2.5°, а в августе уже вновь падает до 1.8°. Постоянные ветры, частые туманы и облачность усугубляют суровость здешних условий.

Между тем во флоре о. Врангеля, растительность которого включалась ранее в зону полярных пустынь (Городков, 1958), а ныне относится к подзоне арктической тундры (Петровский, 1967), встречается 11 видов сем. *Leguminosae* и 8 видов сем. *Scrophulariaceae*. Сем. бобовых представлено следующими видами: *Astragalus richardsonii* Sheldon, *A. subpolaris* Boriss. et Schischk., *A. umbellatus* Bge., *Oxytropis maydelliana* Trautv., *O. gorodkovii* Jurtz., *O. tschuktschorum* Jurtz., *O. cf. sverdrupii* Lunge, *O. mertensiana* Turcz., *O. cf. adamsiana* (Trautv.) Jurtz., *O. middendorffii* Trautv. s. l., *O. cf. sordida* (Willd.) Pers. s. l.; *Hedysarum truncatum* Eastw. Норичниковые представлены также тремя родами, заключающими виды: *Lagotis minor* (Willd.) Standl., *Castilleja elegans* Malte, *Pedicularis capitata* Adams, *P. langsdorffii* Fisch., *P. sudetica* Willd., *P. villosa* Ledeb., *P. verticillata* L.

Представлялось интересным выяснить, каким образом обеспечивается процветание этих, размножающихся, как правило, семенами, видов и как в условиях острова реализуются их приспособления к энтомофилии.

На южном побережье острова, в районе бухты Сомнительной, где проводились наблюдения, представлен почти полностью весь набор норичниковых, встречающихся на острове, а из бобовых мы не встретили лишь два вида остролодочника: *Oxytropis maydelliana* и *O. middendorffii*. Очень редко встречались *Hedysarum truncatum*, *Oxytropis mertensiana* и *O. cf. sordida*. Последний вид, представленный небольшим числом экземпляров в районе бухты Сомнительной, был в 1966 г. впервые обнаружен нами на острове. Вследствие редкой встречаемости указанных видов не было возможности провести какие-либо наблюдения над их антропоэкологией.

В растительных сообществах острова некоторые виды бобовых и норичниковых играют заметную роль.

В районе бухты Сомнительной на пологих умеренно влажных склонах гор нами отмечены бугорковатые солифлюкционные тундры с большим обилием *Oxytropis cf. sverdrupii*, создававшего в момент цветения очень яркий красочный аспект. На щебнистых склонах передко подобные аспекты создавали цветущие *Oxytropis gorodkovii* (*O. nigrescens* Fisch. s. l.) и *O. cf. adamsiana*. На сырых солифлюкционных тундрах местами можно было наблюдать в обилии желтый *Astragalus umbellatus*, растущий обычно обширными клонами-куртинами. На речных галечниковых террасах часто встречается *Astragalus richardsonii*. Правда, по р. Сомнительной этот вид редко образовывал большие скопления; неярко выраженные аспекты его мы наблюдали в долине р. Хищники.

Норичниковые, как правило, не создают чистых одновидовых аспектов в сообществах, так как обычно отдельные растения или куртины их далеко разбросаны друг от друга и редко встречаются в виде сплошных зарослей. По всей вероятности, такое распределение мытников в фитоценозах связано отчасти с их склонностью к паразитизму, давно отмеченной многими исследователями у большого числа представителей сем. *Scrophulariaceae*.

Как показали, например, в своих работах, посвященных роду *Pedicularis*, Т. Н. Попова (1966), Спрэг (Sprague, 1962), Пил (Piehl, 1963) и другие, многие виды мытников являются полупаразитами. Как установили эти исследователи, мытники присасываются к корням многих видов растений. Поэтому в ряде случаев трудно указать какой-либо определенный вид растения-хозяина, на котором паразитирует данный вид мытника. При наличии большого количества гумуса мытники могут вести себя и как сапрофитные растения и степень их паразитизма ослабевает. При неблагоприятных условиях увлажнения и питания, напротив, степень паразитизма усиливается, так как слаборазветвленная корневая система мытников, видимо, не справляется с водоснабжением растения и не обеспечивает его питательными веществами.

На о. Врангеля можно было подметить тесную связь мытников с некоторыми видами растений. Так, например, отчетливо прослеживалась связь *P. langsdorffii*, *P. villosa* и *P. verticillata* с *Salix lanata*, в куртинах которой, как правило, можно было видеть тот или иной вид мытника. В. В. Петровскому (личное сообщение), проводившему сбор материала по кариосистематике, при раскопках корневых систем непосредственно приходилось наблюдать срастание корневых систем мытника с корнями указанного вида ивы. Исключение из правила на о. Врангеля составляет, пожалуй, *Castilleja elegans*, крупные пламенеющие соцветия которой образуют в ряде щебнистых местообитаний чрезвычайно яркие аспекты цветения. На шлейфах гор Сомнительных в ассоциациях дриадово-ивнячковых тундр местами своеобразный аспект создают отдельно стоящие, генеративные побеги с крупными розовыми соцветиями *Pedicularis langsdorffii*.

В тундровых болотцах иногда в большом числе можно встретить *Pedicularis sudetica* и *Lagotis minor*. В позднелетний период в щебнистых тундрах зацветает *Pedicularis verticillata*, местами также достигающий значительного обилия.

Редко встречающимся видом является *Pedicularis capitata*. Его крупные желтовато-белые цветки можно встретить лишь во второй половине летнего сезона на склонах гор, в местах, где зимой скапливается достаточно снега.

Сезонный ритм цветения бобовых и норичниковых

Необходимо подчеркнуть, что в районе бухты Сомнительной наибольшее обилие бобовых наблюдается на южных склонах и шлейфах гор Сомнительных. В какой-то мере это характерно и для норичниковых, в частности для *Castilleja elegans*, *Pedicularis langsdoeffii* и др. Помимо почвенно-грунтовых условий, этот факт, по-видимому, в значительной мере объясняется и мезоклиматическими условиями. Наши наблюдения показали, что по мере удаления от берега моря температура воздуха летом резко возрастает, что особенно заметно в ясные солнечные дни. На пологих южных склонах гор, покрытых темноцветным сланцем, создаются наиболее благоприятные тепловые условия (табл. 1). Данные табл. 1 ясно показывают, что температурные условия в прибрежной части резко отличаются от тех, которые отмечены при удалении от моря всего на 5 км. Установлено также, что в солнечные дневные часы температура воздуха в дернине, отражающая реальные тепловые условия, в которых протекает жизнедеятельность низкорослых арктических растений, может в несколько раз превышать температуру воздуха на стандартной высоте метеобудки (2 м).

ТАБЛИЦА 1

Температура воздуха, почвы и скорость ветра
в 16, 17 и 18 часов 26 VII 1966 близ берега бухты
Сомнительной и в 5 км от побережья

Элементы климата	Берег бухты			В 5 км от берега		
	часы					
	16	17	18	16	17	18
Температура (в °C)						
Воздух на высоте 2 м	10.2	10.3	10.0	12.6	13.4	15.2
» » » 5 см	10.4	10.3	10.0	25.6	18.0	18.0
» в дернине	10.7	10.7	10.5	34.5	32.5	26.2
Почва на глубине 5 см	10.3	10.0	10.0	22.0	20.0	18.0
» » » 10 см	9.0	9.0	9.0	18.0	17.0	16.5
» » » 15 см	6.0	8.0	7.0	14.0	12.8	12.2
Скорость ветра (м/сек.)						
На высоте 2 м	5.7	6.3	7.7	1.3	5.3	0.8
» » 10 см	2.8	4.2	4.6	1.0	3.0	0.3
» » 3 см	2.5	3.7	4.2	0.5	1.6	0.0

Различие в мезо- и микроклиматических условиях между разными местообитаниями резко сказывается на темпах сезонного развития растений, а часто также обуславливает наличие или отсутствие в том или ином местообитании определенных видов растений, в том числе норичниковых и бобовых.

Изучение смен цветущих растений, принадлежащих к сем. *Leguminosae* и *Scrophulariaceae* (табл. 2), показывает, что практически на протяжении всего вегетационного периода можно встретить тот или иной вид в цветущем состоянии. Благодаря этому обстоятельству создается постоянная кормовая база для шмелей в течение всего теплового сезона.

Необходимо добавить, что в ряде местообитаний (на местах позднетающих снежников) цветение растений, например *Lagotis minor*, происходит осенью, перед выпадением нового снега. Цветущие растения этих

ТАБЛИЦА 2

Сроки массового цветения различных видов бобовых и норичниковых в районе бухты Сомнительной в 1967 г.

Вид растения	Период цветения		Местообитание
	начало	конец	
Сем. Leguminosae			Южный склон горы:
<i>Oxytropis gorodkovii</i>	9 (?) VI	26 VI	} Сухая щебнистая дриадово-разнотравная тундра
<i>O. cf. sverdrupii</i>	18 VI	14 VII	
<i>O. cf. adamsiana</i>	26 VI	20 VII	
<i>Astragalus subpolaris</i>	14 VII	5 VIII	
<i>A. umbellatus</i>	15 VII	10 VIII	Влажная бугорковая разнотравно-осоковая тундра
<i>Oxytropis mertensiana</i>	25 VII	10 VIII	Пятнистая камнеломково-дриадово-ивнячковая тундра
Сем. Scrophulariaceae			
<i>Pedicularis langsdorffii</i>	24 VI	14 VII	} Сухая щебнистая дриадово-разнотравная тундра
<i>Castilleja elegans</i>	7 VII	5 VIII	
<i>Pedicularis verticillata</i>	10 VII	7 VIII	
<i>P. sudetica</i>	7 VII	5 VIII	} Травяно-моховое болотце на террасе склона
<i>Lagotis minor</i>	14 VII	7 VIII	
<i>Pedicularis capitata</i>	20 VII	15 VIII	Влажная бугорковая разнотравно-осоковая тундра
Сем. Leguminosae			
<i>Oxytropis gorodkovii</i>	10 VII	20 VII	} Умеренно влажная пятнистая осоково-дриадовая тундра
<i>Astragalus subpolaris</i>	19 VII	15 VIII	
<i>A. umbellatus</i>	20 VII	15 VIII	
Сем. Scrophulariaceae			
<i>Pedicularis langsdorffii</i>	10 VII	5 VIII	}
<i>P. verticillata</i>	15 VII	20 VIII	
<i>Lagotis minor</i>	1 VIII	25 VIII	

местообитаний усиленно посещаются последней генерацией шмелей и имеют большое значение в их питании. Такая смена цветущих энтомофильных видов, благоприятная для шмелей, способствует и лучшему опылению растений, так как ослабляется конкуренция между различными видами в отношении опылителей.

Посещение насекомыми

Посещение цветков насекомыми начинается практически одновременно с появлением первых цветущих растений. Для рассматриваемых семейств основными посетителями являются шмели, которые на о. Врангеля представлены пятью видами: *Bombus lapponicus* Fr., *B. glacialis* Sp.-Schn., *B. pyrrhopygus* Fr., *B. pleuralis* (= *B. arcticus* Kby) и *B. hyperboreus eskimo* Skor.¹ Последний вид имеется в коллекции Зоологического института АН СССР, но в районе бухты Сомнительной нам не встретился. Посещение мытников антофильными двукрылыми, как это отмечает для Таймыра Ю. И. Чернов (1966), нами на о. Врангеля не наблюдалось.

¹ Определение шмелей в наших сборах сделано Д. В. Панфиловым, которому мы приносим большую благодарность.

Весной в июне первые раскрывшиеся цветки раноцветущего остролодочника Городкова посещаются перезимовавшими самками *Bombus lapponicus*, *B. glacialis* и, возможно, других видов шмелей (табл. 3). С появлением новых цветущих видов круг посещаемых растений постепенно расширяется. В начале июля в сборах начинают попадаться и рабочие особи. Нельзя отметить особой приуроченности каких-либо видов шмелей к определенному виду растений. Можно лишь констатировать, что более мелкие шмели (*B. lapponicus*, *B. glacialis*) посещают предпочтительно растения с относительно небольшими цветками (например, *Astragalus subpolaris*, *Oxytropis gorodkovii*, *Lagotis minor*). Напротив, на крупноцветковых видах (*Oxytropis* cf. *sverdrupii*, *Castilleja elegans* и др.) чаще всего встречаются крупные шмели, такие как *B. pyrrhopygus*, *B. pleuralis*. Следует отметить, однако, что, как правило, каждая особь насекомого постоянно посещает цветки одного вида растения.

Цветки посещаются как для сбора пыльцы, так и для сбора нектара, который был обнаружен нами в том или ином количестве почти у всех исследованных видов, за исключением *Oxytropis gorodkovii* и *O. mertensiana*.

ТАБЛИЦА 3

Посещение бобовых и норичниковых различными видами шмелей на о. Врангеля (по сборам в районе бухты Сомнительной)

Вид растения	Дата сбора	Вид шмеля
<i>Oxytropis gorodkovii</i>	20 VI 1966	♀ <i>B. glacialis</i> , ♀ <i>B. lapponicus</i>
	23 VI 1967	♀ <i>B. lapponicus</i>
	26 VI 1967	♀ <i>B. lapponicus</i> , ♀ <i>B. glacialis</i>
<i>Oxytropis</i> cf. <i>sverdrupii</i>	1 VII 1966	♀ <i>B. glacialis</i>
	7 VII 1966	♀ <i>B. pyrrhopygus</i> , ♀ <i>B. lapponicus</i> , ♀ <i>B. glacialis</i>
	7 VII 1967	♀ <i>B. pyrrhopygus</i> , ♀ <i>B. glacialis</i>
	12 VII 1967	♀ <i>B. glacialis</i>
	18 VII 1966	♀ <i>B. pyrrhopygus</i>
<i>Oxytropis</i> cf. <i>adamsiana</i>	11 VII 1966	♀ <i>B. pleuralis</i> , ♀ <i>B. glacialis</i> , ♀ <i>B. lapponicus</i>
	14 VII 1967	♀ <i>B. glacialis</i> , ♀ <i>B. lapponicus</i>
	29 VII 1966	♀ <i>B. pleuralis</i>
<i>Astragalus subpolaris</i>	12 VII 1967	♀♀ <i>B. lapponicus</i> , ♀ <i>B. glacialis</i>
	27 VII 1967	♀ <i>B. glacialis</i>
	30 VII 1966	♀ <i>B. glacialis</i>
	4 VIII 1967	♂ <i>B. glacialis</i> , ♀ <i>B. lapponicus</i>
<i>Astragalus umbellatus</i>	30 VII 1966	♀ <i>B. pyrrhopygus</i> , ♀ <i>B. glacialis</i>
	4 VIII 1967	♀ <i>B. lapponicus</i> , ♂ <i>B. glacialis</i>
	10 VIII 1967	♀ <i>B. pleuralis</i>
<i>Pedicularis langsдорffii</i>	26 VI 1967	♀ <i>B. glacialis</i>
	1 VII 1967	♀ <i>B. glacialis</i> , ♀ <i>B. pleuralis</i>
	7 VII 1966	♀ <i>B. pyrrhopygus</i>
<i>Pedicularis verticillata</i>	30 VII 1966	♀ <i>B. lapponicus</i> , ♂ <i>B. pyrrhopygus</i>
	10 VIII 1966	♂ <i>B. pyrrhopygus</i>
	11 VIII 1966	♀ <i>B. pleuralis</i>
	13 VIII 1966	♀ <i>B. pyrrhopygus</i>
	14 VIII 1966	♂♀ <i>B. pyrrhopygus</i> , ♂♀ <i>B. glacialis</i> , ♂ <i>B. lapponicus</i>
	17 VIII 1967	♂ <i>B. pyrrhopygus</i>
<i>Castilleja elegans</i>	21 VIII 1967	♂ <i>B. pyrrhopygus</i>
	30 VII 1966	♂ <i>B. pleuralis</i>
	15 VIII 1967	♂ <i>B. pyrrhopygus</i>
<i>Lagotis minor</i>	22 VIII 1967	♀ <i>B. glacialis</i>
	15 VIII 1967	♀ <i>B. lapponicus</i>

siana. Не обнаружен нектар в немногих просмотренных цветках *Pedicularis capitata*, что, возможно, было связано с холодной погодой в период наблюдений, так как в литературе отмечается наличие нектара у этого вида (Hocking, 1968). Из-за редкой встречаемости трудно было провести повторные исследования этого вида, что отчасти относится и к *Oxytropis mertensiana*.

Цветки бобовых посещались шмелями, как правило, более интенсивно, чем цветки норичниковых, особенно мытников. По всей вероятности, это связано с особенностями распределения цветущих растений в фитоценозах и их обилием. Посещение цветков бобовых, образующих аспекты цветения и часто растущих сплошными коврами или плотными куртинами, более «рентабельно» для шмелей при кратком летнем сезоне и редких периодах хорошей погоды, чем посещение далеко разбросанных друг от друга отдельно стоящих растений мытников. Кроме того, в устройстве цветка мытников и механизме добычи нектара из него имеются сложности (Knuth, 1898; Sprague, 1962; Facgri a. Pijl, 1966; Macior, 1968), для преодоления которых от насекомых в ряде случаев требуются индивидуальные навыки.

Не касаясь устройства цветков и поведения насекомых на цветках различных видов *Pedicularis*, следует обратить внимание на одну особенность, отмеченную у мытников о. Врангеля, в частности и у *P. langsdorffii*, еще в 1966 г. Эта особенность заключается в том, что пыльца *P. langsdorffii* (а также *P. sudetica* и *P. verticillata*), липкая и связанная в комочки в начале жизни цветка, постепенно становится сыпучей и в виде облачка вылетает из шлема цветка при сотрясении растения. В тихую погоду, ударяя по растению, можно было видеть такое облачко пыльцы у всех цветущих экземпляров *P. langsdorffii*. Интересно отметить, что мы встретили несколько цветущих экземпляров, где это явление не наблюдалось. При проверке оказалось, что у этих экземпляров, по-видимому гибридных, пыльца в пыльниках не развилась. Таким образом, и при отсутствии посещения цветков насекомыми при сотрясении растений ветром возможно опыление, которое может принять форму автогамии или гейтоногамии.

Это явление весьма интересно и требует дальнейшего изучения. Например, пока не совсем ясно, как происходит опыление у мытников в тех районах, где они плохо посещаются насекомыми (Новая Земля) или где шмели совершенно отсутствуют (Шпицберген).

Суточный ритм цветения и опыления

При исследованиях в районе бухты Тикси, проводившихся примерно на той же широте, что и на о. Врангеля, выяснилось, что распускание цветков бобовых (и норичниковых), как правило, приурочено к наиболее теплым дневным часам и, по-видимому, регулируется в основном суточным ходом температуры воздуха (Шамурин, 1958). Распускание цветков происходит при весьма низких положительных температурах воздуха, но все же имеются пороговые температуры, при которых распускание цветков тормозится или совершенно прекращается.

Наблюдения в районе бухты Сомнительной подтверждают прежние выводы, но при наблюдениях на о. Врангеля особенно выявилось большое значение прямого солнечного нагрева цветков для их распускания. Это объясняется тем, что температура воздуха в летний период на о. Врангеля значительно ниже, чем в Тикси, и значение прямого солнечного нагрева растений для их жизнедеятельности выступает здесь более отчетливо.

В качестве примера рассмотрим ход распускания 7—8 VII 1967 цветков массового растения в районе бухты Сомнительной *Oxytropis* cf. *sverdupii* (рис. 1).

Для наблюдений было заэтикетировано 20 соцветий этого растения (параллельно проводились еще наблюдения над *Pedicularis langsdorffii*),

которые были готовы к опыту в 0 часов 7 VII. Одновременно проводились наблюдения над температурой и влажностью воздуха на высоте 2 м и примерно на уровне соцветий на высоте 5 см над поверхностью почвы. С помощью точечного микроэлектротермометра производства Агрофизического института измерялась температура внутри и на поверхности цветков. Отмечались также скорость ветра и состояние неба. Солнце в этот период не заходит, но в ночные часы солнечная радиация резко уменьшается благодаря низкому положению солнца, а также в связи с тем, что в ночные часы сгущается облачность или надвигается туман, что является обычным для о. Врангеля. К сожалению, за отсутствием люксметра или пиранометра не было возможности провести соответствующие измерения.

Как показывает кривая (1), распускание цветков *O. cf. sverdrupii* происходило в дневные часы: 7 VII в основном с 10 до 14 час. Если взглянуть на кривую (t_1) температуры воздуха, измеряемой на высоте

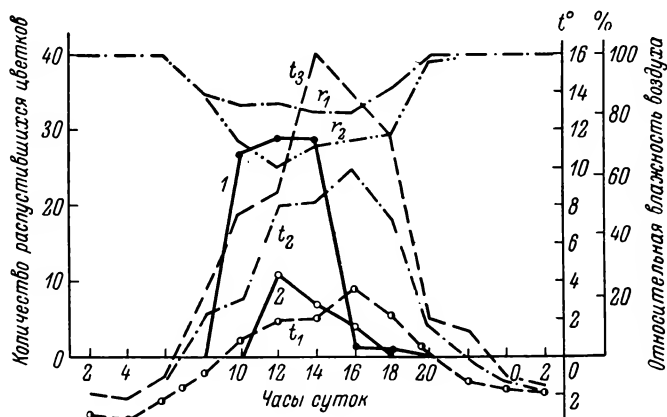


Рис. 1. Суточный ход распускания цветков *Oxytropis cf. sverdrupii* (1) и *Pedicularis langsdoerffii* (2) 7–8 июля 1967 г.

t_1 — температура воздуха на высоте 2 м, t_2 — то же на высоте 5 см, t_3 — температура внутри цветка, r_1 — относительная влажность воздуха на высоте 2 м, r_2 — то же на высоте 5 см.

2 м, то можно заключить, что распускание цветков происходит чуть ли не при отрицательных температурах воздуха. Однако если мы посмотрим на температурную кривую для высоты 5 см (t_2), то увидим гораздо более высокие показатели.

Особенно интересными и важными для нас являются цифры, характеризующие температуру самого цветка. Кривая (t_3) показывает, что в моменты, когда растения были освещены солнцем, температура цветка поднималась до 16°! Это вдвое выше, чем температура воздуха на высоте 5 см и в несколько раз выше, чем температура на высоте 2 м. Необходимо отметить также, что значительный нагрев приземного слоя воздуха и самих растений происходит и в те периоды, когда солнце закрыто не слишком плотными облаками. Нагрев в этом случае происходит за счет рассеянной радиации, которая достигает в Арктике значительных величин (Калитин, 1938).

Приведенные данные показывают нам колоссальное значение прямой солнечной радиации для жизнедеятельности растений в Арктике. Значительное повышение температуры внутри цветка или соцветия у арктических растений при прямом солнечном нагреве отмечалось и ранее (Krog, 1955; Тихомиров и др., 1960; Hocking, 1968). В последней работе, посвященной в основном взаимосвязи между цветками и насекомыми в высокой Арктике (82° с. ш.), отмечается значительное повышение температуры внутри цветка в месте расположения генеративного аппарата благодаря фокусировке падающих лучей у таких растений с чашевидными цветками, как *Dryas integrifolia* Vahl, *Papaver radicum* Rottb. и др. Та-

кая тепловая ниша внутри цветка служит, по-видимому, дополнительной приманкой для двукрылых, длительное время проводящих в подобных цветках, как это было отмечено нами и для о. Врангеля.

Особенно большое значение имеет прямой нагрев для раскрытия цветков, которое происходит в зависимости от вида растения при различных, но достаточно высоких температурах (Шамурин, 1966).

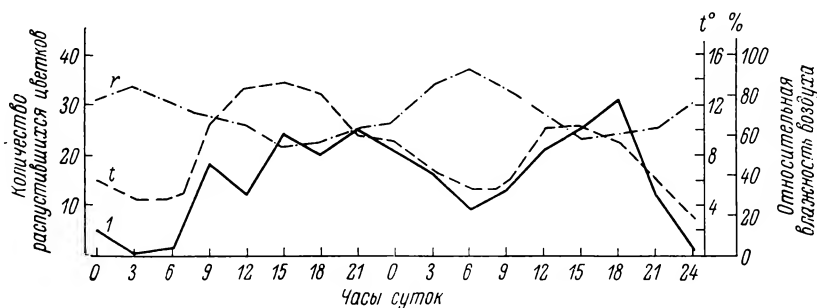


Рис. 2. Суточный ход распускания цветков *Pedicularis verticillata* (1) 7—8 августа 1966 г.

t — температура воздуха на высоте 5 см, r — относительная влажность воздуха на высоте 5 см.

Параллельно с наблюдениями над остролодочником был прослежен суточный ход распускания цветков у 10 экземпляров *Pedicularis langsдорffii* (рис. 1, 2). Ход распускания цветков *P. langsдорffii* напоминает таковой у *O. cf. sverdrupii*. Подобная же приуроченность распускания цветков *Pedicularis verticillata*, как правило, к более теплым дневным часам была обнаружена и в предыдущем году. Однако при достаточно высоких температурах для о. Врангеля, порядка 9—11°, распускание

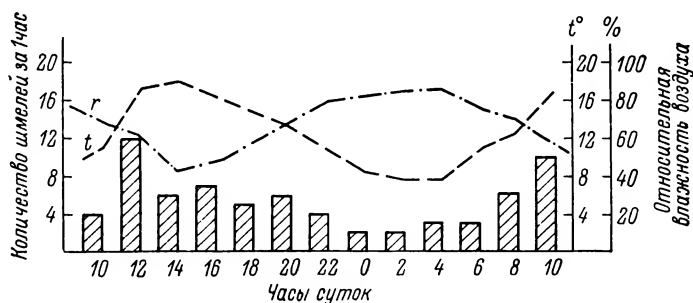


Рис. 3. Суточная активность шмелей 6—7 июля 1966 г.

t — температура воздуха на высоте 5 см, r — относительная влажность воздуха на высоте 5 см.

цветков *P. verticillata* происходило и в ночные часы (рис. 2, 1). Не являлся препятствием для распускания цветков мытник мутноватого и редкий морозящий дождь, который длился 8 VII с 3 до 6 часов.

Посещение цветков насекомыми также наиболее интенсивно происходит в дневные теплые часы. Так, 7—8 VII 1967 посещение шмелями цветков *Oxytropis cf. sverdrupii* и других цветущих растений было отмечено в первый день с 7 ч. 30 м. до 21 ч. 30 м., а на следующие сутки — с 5 ч. 45 м. до 23 ч. 15 м. В эти холодные дни двукрылые и бабочки были активны в более коротком промежутке времени: 7 VII — с 9 до 19 ч. и 8 VII — с 10 до 20 ч. В ночные часы туман и низкая температура воздуха прекращали лёт насекомых. Однако при теплой погоде, в период незаходящего солнца, активность шмелей может быть круглосуточной, как это наблюдалось, например, в 1966 г. 6—7 VII (рис. 3).

Посещение цветков насекомыми в ночные часы отмечалось нами и ранее (Шамурин, 1966). Круглосуточная или почти круглосуточная активность арктических насекомых является одной из важнейших приспособительных особенностей. Интересно отметить в этой связи, что в опытах канадских исследователей пчелы, привезенные в высокие широты (82° с. ш.) из Калифорнии, начинали лёт в 4 часа и заканчивали посещение цветков в 17 часов, сохраняя южный ритм активности, в то время как местные шмели работали круглосуточно (Hocking a. Sharplin, 1964).

Плодоношение

Чтобы оценить эффективность шмелей как опылителей бобовых и норичниковых, были проведены опыты по изоляции от них растений ряда видов. Изолировались либо целые куртины (особи), либо отдельные генеративные побеги. Для изоляции в основном использовалась марля, натянутая на проволочный каркас, размер которого варьировал в зависимости от площади куртины и высоты генеративных побегов растения. В ряде случаев применялась полиэтиленовая пленка, но она создавала сильный парниковый эффект, и предпочтение отдавалось марлевым изоляторам. Изоляция бескаркасными марлевыми мешочками из-за низкорослости растений и сильных ветров была практически невозможна. В качестве контроля использовались соседние заэтикетированные растения, одинаковые по фазам развития с изолируемыми.

Опыты с изоляцией были проведены на массовых видах: *Oxytropis* cf. *sverdrupii*, *Pedicularis langsdoeffii*, *P. sudetica* и *Castilleja elegans*, а также на более редком *Astragalus subpolaris*. Кроме того, было изучено завязывание плодиков при свободном цветении у *Oxytropis gorodkovii* (у которого к началу нашей работы уже заканчивалось цветение) и у *Astragalus richardsonii*, относительно редкого в районе наблюдений.

Как показал опыт с *Oxytropis* cf. *sverdrupii* (табл. 4), на склоне горы под марлевым изолятором завязалось ничтожное количество слабообразованных плодиков, а под полиэтиленовым совершенно не было завязавшихся плодов. В то же время у свободноцветущих, контрольных экземпляров отмечался довольно высокий процент завязавшихся плодов, колебавшийся от 45.2 до 85.1%. Такой относительно высокий процент завязывания плодов наблюдался на участке разнотравно-остролодочниково-осоковой тундры, расположенной на южном склоне горы. Это местообитание удалено на 5 км от берега моря, защищено в какой-то мере от северных ветров. Здесь наиболее обильна популяция шмелей, находящихся большое число цветущих растений, удобные станции для их гнездования и благоприятный микроклимат. Значительно меньше завязывалось плодов у остролодочника, растущего в виде редко разбросанных куртин на равнинной пятнистой ивняково-камнеломково-дриадовой тундре. Точно такое же снижение числа завязавшихся плодов отмечалось у экземпляров остролодочника Городкова на пятнистой разнотравно-дриадово-осоковой тундре близ берега моря (табл. 4). Относительно невысокий процент завязавшихся плодов был отмечен также у *Astragalus richardsonii* на участке пятнистой разнотравно-ивняково-дриадовой тундры, расположенном на надпойменной террасе р. Сомнительной примерно в 1.5 километрах от гор Сомнительных.

Несколько особняком стоят результаты опыта с *Astragalus subpolaris*. У растений, изолированных полиэтиленовой пленкой, завязывание плодов составило 33.2%, т. е. примерно ту же цифру, что и у контрольных свободноцветущих растений. К сожалению, была изолирована лишь одна куртина этого вида астрагала, и результаты опыта нуждаются в дополнительной проверке.

Опыты по изоляции ряда видов норичниковых (табл. 4) дали результаты, сходные с таковыми у бобовых. Особенно хорошее завязывание плодов наблюдалось у *Pedicularis langsdoeffii* в разнотравно-ивняковой тундре на южном склоне горы, несколько ниже оно было у *P. sudetica*,

ТАБЛИЦА 4

Завязывание плодов у бобовых и поричниковых в районе бухты Сомнительной (1967 г.)

Вид растения	Местообитание	Изолированные или свободно цветущие растения (контроль)	Количество куртин (особей)	Среднее количество генеративных побегов в куртине	Среднее количество цветков на 1 генеративный побег	Среднее количество завязавшихся плодов на 1 генеративный побег	Завязывание плодов (%)		
							среднее	максимальное	минимальное
<i>Oxytropis</i> cf. <i>svettrupii</i>	Склон горы ¹	Марлевый изолятор	2	39	4.4	0.1	2.0	2.8	1.3
	» »	Полиэтиленовый изолятор	1	66	5.1	0	0	—	—
	» »	Контроль	13	52	4.4	2.8	64.1	85.1	45.2
<i>Oxytropis gorodkovii</i>	Равнина	»	5	18	4.9	1.8	37.3	66.7	21.7
	»	»	20	5	2.0	1.4	55.5	100.0	25.0
<i>Astragalus subpolaris</i>	Склон горы	»	13	10	1.6	0.4	20.1	60.0	0.0
	Берег моря	»	1	36	7.5	2.5	33.2	—	—
<i>Astragalus richardsonii</i>	Склон горы	Полиэтиленовый изолятор	2	9	8.3	2.6	32.2	38.4	26.0
	» »	Контроль	13	7	9.3	3.5	37.1	65.0	17.0
<i>Pedicularis langsдорffii</i>	Надпойменная терраса	»	2	7	25.5	0.6	4.0	8.0	0.0
	Склон горы	Марлевый изолятор	1	10	34.2	0.1	0.3	—	—
	» »	Полиэтиленовый изолятор	5	6	22.2	17.2	74.4	95.6	46.4
<i>Pedicularis sudetica</i>	» »	Контроль	1	13	0.7	0.7	0.1	—	—
	» »	Марлевый изолятор	1	12	14.5	0.6	0.1	—	—
	» »	Полиэтиленовый изолятор	3	9	15.9	10.0	65.8	70.0	60.1
<i>Castilleja elegans</i>	» »	Контроль	1	21	7.1	0.0	0.0	—	—
	» »	Марлевый изолятор	4	17	8.2	3.2	35.2	42.8	29.5

¹ Более подробное описание местообитания приводится в тексте.

росшего там же в небольшом травяном болотце, и наименьшее — у *Castilleja elegans*, создавшей яркий аспект цветения на щебнистой разнотравной тундре.

Таким образом, наши наблюдения показывают, что, несмотря на в целом жесткие климатические условия, бобовые и норичниковые на о. Врангеля успешно проходят цикл сезонного развития и плодоносят. Завязывание плодов и семенная продуктивность различных видов испытывают значительные колебания, но в целом достаточно высоки.

Выявилась исключительно большая роль шмелей в опылении изучавшихся видов бобовых и норичниковых. Однако требуются еще дополнительные исследования, чтобы установить степень резервного самоопыления, возможного у некоторых видов бобовых, а особенно у норичниковых, пыльца которых в более поздние фазы жизни цветка приобретает свойство летучести.

Наилучшие условия для обильного плодоношения бобовых и норичниковых в исследованном районе складываются на южных склонах и шлейфах гор Сомнительных. Ранний сход снега, благоприятный микроклимат, хороший дренаж и обеспеченность шмелями способствовали обильному плодоношению растений на этих участках, являющихся в значительной мере поставщиками семян и для прилегающей приморской равнины.

ЛИТЕРАТУРА

- Городков, Б. Н. (1958). Почвенно-растительный покров острова Врангеля. В сб.: Растительность Крайнего Севера и ее освоение, 3. — Калинин Н. Н. (1938). Рассеянная радиация в условиях Арктики. Изв. АН СССР, сер. геогр. и геофиз., 2—3. — Петровский В. В. (1967). Очерк растительных сообществ центральной части острова Врангеля. Бот. журн., 52, 3. — Попова Т. Н. (1966). О паразитизме кавказских мытников. Научн. докл. высш. школы. Биол. науки, 2. — Прикладной климатологический справочник Северо-Востока СССР. (1960). Под ред. Н. К. Ключкина, Магаданск. изд. — Тихомиров Б. А., В. Ф. Шамурин, В. С. Штепа. (1960). Температура арктических растений. Изв. АН СССР, сер. биол., 3. — Чернов Ю. И. (1966). Комплекс антофильных насекомых в тундровой зоне СССР. Вопросы географии, 69. — Шамурин В. Ф. (1958). О суточном ритме и экологии цветения некоторых арктических растений. Бот. журн., 43, 8. — Шамурин В. Ф. (1966). Сезонный ритм и экология цветения растений тундровых сообществ на севере Якутии. В сб.: Растительность Крайнего Севера и ее освоение, 8. — Faegri K. a. L. van der Pijl. (1966). The principles of pollination ecology. Pergamon Press. — Hocking B. (1968). Insect-flower associations in the high Arctic with special reference to nectar. Oikos, 2. — Hocking B. a. C. D. Sharplin. (1964). Bees at 82°N. Bee World, 4. — Knuth P. (1898). Handbuch der Blütenbiologie, 1. — Krog I. (1955). Notes on temperature measurements indicative of special organisation in arctic and subarctic plants for utilization of radiated heat from the sun. Physiol. plant., 8, 4. — Macior L. W. (1968). Pollination adaptation in *Pedicularis canadensis*. Amer. Journ. Bot., 55, 9. — Piehl M. A. (1963). Mode of attachment, haustorium structure, and hosts of *Pedicularis canadensis*. Amer. Journ. Bot., 50, 10. — Sprague E. (1962). Pollination and evolution in *Pedicularis*. Aliso, 5, 2.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 29 V 1970).

Т. В. Павлова

РОЛЬ ГРИБОВ В РАЗЛОЖЕНИИ РАСТИТЕЛЬНОЙ МАССЫ НА ЛУГАХ

T. V. PAVLOVA. THE ROLE OF FUNGI IN THE DECOMPOSITION
OF THE VEGETATIVE MATTER IN MEADOWS

В статье рассматривается сукцессия различных эколого-систематических групп грибов в процессе отмирания растительной массы в луговых сообществах (паразитные виды на еще живых побегах и листьях, мезо- и микроскопические сапрофиты на ветоши и более анаэробные почвенные микромицеты и сапрофиты из высших базидиальных грибов на подстилке). Показана роль базидиальных грибов как активных разрушителей растительных остатков на лугах. Подчеркивается необходимость учитывать грибное население при изучении растительных сообществ.

Чтобы познать круговорот веществ, который происходит в любом биогеоценозе, в том числе и в луговом, необходимо исследовать все группы обитающих в нем организмов: растений, животных, микрофлору и микрофауну. Особое место по важности и трудности изучения занимают микроорганизмы — гетеротрофы, которые участвуют в разложении мертвого органического вещества и способствуют его минерализации. Трудность заключается в том, что их нужно не только выделить, но и доказать их роль в разложении органического вещества и выяснить степень участия в этом процессе. К таким микроорганизмам относятся грибы, значение которых в распаде растительных остатков в последнее время становится несомненным, хотя обычно учитывается только в лесных фитоценозах.

Настоящая работа является частью комплексных исследований продуктивности луговых сообществ, проводимых на научно-опытной станции Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР в Отрядном в Приозерском районе Ленинградской области (см.: Понятовская, 1969; Понятовская и др., 1970). Объектами изучения были суходольные полидоминантные (мелкозлаково-разнотравные и разнотравно-мелкозлаковые) луга Северо-Запада лесной зоны европейской части СССР (подзона южной тайги) на дерново-подзолистых средне- и сильнокислых почвах (Игнатенко и др., 1970; Макаревич, 1971).

Микологический аспект изучения лугового биогеоценоза (руководитель — профессор Ленинградского университета В. Я. Частухин) заключался в эколого-систематической характеристике микрофлоры исследуемых участков. С этой целью выделялись составляющие ее виды и определялась степень участия различных групп грибов в разложении растительных остатков, в частности путем проведения в лабораторных условиях соответствующих опытов. Обследовались надземные и подземные органы растений. Всего собрано 114 видов грибов, относящихся к различным экологическим группам: паразитные и сапрофитные (мезоскопические, микроскопические и подстилочные).

Каждой фазе фитогенного распада растительного материала: сухим прямостоячим побегам и листьям (так называемая ветошь травостоев луговых сообществ) и отмершим органам растений, соприкасающимся с почвой (или находящимся на поверхности и в самой толще мохового покрова — так называемая подстилка в луговых сообществах), свойственна своя микрофлора. В процессе отмирания растительной массы цветковых растений на лугах можно было наблюдать сукцессию видов грибов, принадлежащих к различным эколого-систематическим группам.

Процесс воздействия грибов на растения начинается с внедрения паразитных видов (преимущественно ржавчинных и мучнисто-росяных грибов). Поселяясь на еще живых листьях и побегах, они не участвуют в разложении биомассы, но ослабляют живые растения, способствуя тем самым скорейшему их отмиранию и засыханию. На смену паразитным

видам приходят сапрофитные. На ветоши — это мезоскопические сапрофиты (виды *Pleospora*, *Leptosphaeria*, *Phoma* и др.) и некоторые микромицеты (виды *Cladosporium*, *Botrytis*, *Altenaria*). После перехода отмерших растений в подстилку к уже названным грибам присоединяются более анаэробные почвенные микромицеты, весьма разнообразные виды *Penicillium*, *Aspergillus*, *Chaetomium* и подстилочные сапрофиты (высшие базидиальные грибы).

Из числа всех обнаруженных грибов были выделены наиболее активные целлюлозоразрушители, с которыми поставлены опыты по искусственному разложению и определению процента распада растительного материала. В качестве объектов распада использовались пять основных видов растений, определяющих продуктивность исследуемых сообществ: *Alopecurus pratensis*, *Agrostis tenuis*, *Anthoxanthum odoratum*, *Alchimilla monticola*, *Centaurea jacea*.

Особенно интересными в этом отношении оказались шляпочные грибы, относящиеся к группе подстилочных сапрофитов. Обычно шляпочные грибы изучаются и учитываются только в лесных фитоценозах; на лугах же, если и собираются грибы, то только микромицеты. Однако, как было обнаружено нами, на лугах, оказывается, растет много базидиальных грибов. Подобное явление было отмечено В. Я. Частухиным для степей (Частухин и Николаевская, 1953). Грибы эти очень мелкие, нежные, появляются в самую ненастную пору (в октябре—ноябре) и, может быть, поэтому выпадают из поля зрения микологов. Видовой состав их небогат, но они поражают своим количеством. Наиболее обильными по числу особей были виды *Camarophyllus niveus* (Fr.) Karst., *Hygrocybe citrina* (Rea.) Lge., *H. miniata* (Fr.) Karst., *Mycena citrinella* (Pers.) Fr., *M. haematorpoda* (Fr.) Quel., *Rhodophyllus sericeus* (Bull.) Quel. Изучение их распределения и развития на луговых участках с различным режимом использования травостоя показало, что рост их и обилие зависят главным образом от накопления и темпов разложения растительных остатков (Павлова, 1969, 1970). Непосредственные наблюдения показали, что плодовые тела этих грибов появляются на отмирающих листовых влагалищах и сухих генеративных стеблях (соломинах), а также на отмерших корнях и корневищах злаков — *Agrostis tenuis* и *Anthoxanthum odoratum*. Эти злаки преобладают в травостое рассматриваемых разнотравно-мелкозлаковых и мелкозлаково-разнотравных лугов.

Роль шляпочных грибов как активных разрушителей растительных остатков удалось проверить и в лабораторных условиях. Было выделено в чистом виде три вида базидиомицетов: *Camarophyllus niveus*, *Mycena haematorpoda* и *Hygrocybe miniata*. По сравнению с микроскопическими грибами, которые производят распад надземных органов растений в среднем на 20%, а корней на 10%, базидиальные грибы осуществляли разложение соответственно на 40—50% (максимальная величина равнялась 50%) и 20—30%. При этом во многих колбах *Mycena haematorpoda* образовывала настоящие плодовые тела (по 10—20 штук на колбу), которые созревали и высыпали споры; абсолютно сухой вес такого «урожая» на колбу равнялся примерно одному грамму (1.02 г.). В искусственных условиях можно было полностью проследить развитие плодовых тел от мицелия до образования спор.

Интересно вели себя шляпочные грибы в комплексе с несовершенными плесневыми грибами. Если растительный материал заражать теми и другими одновременно, то инициатива сразу же переходит к базидиомицетам. Они активно растут и разрушают субстрат, подавляя плесени; только спустя 3—4 месяца их роста, когда их деятельность ослабевает, они сами становятся субстратом для плесневых грибов. Таким образом, можно утверждать, что шляпочные грибы в луговом травостое выполняют две задачи: на первом этапе они являются активными разрушителями, разлагая целлюлозу и лигноцеллюлозу (что уже доказано многими учеными), а позже становятся прекрасным субстратом для развития плесеней.

Из приведенных наблюдений и опытов можно видеть, что высшие базидиальные грибы являются активными редуцентами растительных остатков не только в лесах, как указывают Ваксман (Waksman, 1931), Линдеберг (Lindeberg, 1946), Буррес (Burgess, 1967), и в степях (Частухин и Николаевская, 1969), но и на лугах. При комплексном исследовании любого фитоценоза нельзя забывать о грибах, как микроскопических, так и макромицетах, и о той важной роли, которую они играют в природе.

ЛИТЕРАТУРА

Игнатенко И. В., В. Д. Друзина, Г. П. Меньшикова и Е. Д. Мирошниченко. (1970). Характеристика почв луговых опытных участков. В сб.: Луговой фитоценоз и его динамика в зависимости от различных мер воздействия. Тр. БИН АН СССР, сер. III, Геоботаника, 18. — Макаревич В. Н. (1971). О методике и некоторых предварительных результатах по изучению первичной биологической продуктивности луговых растительных сообществ. Бот. журн., 56, 1. — Павлова Т. В. (1969). Базидиальные грибы, развивающиеся на растительных остатках в лугах. Микология и фитопатология, 3, 6. — Павлова Т. В. (1970). Эколого-систематическая характеристика микофлоры мелкозлаково-разнотравных лугов. Тр. БИН АН СССР, сер. III, Геоботаника, 18. — Понятовская В. М. (1969). Дальнейшее развитие работ А. П. Шенникова на лугах научно-опытной станции Ботанического института им. В. Л. Комарова в Отрадном (Карельский перешеек). Бот. журн., 54, 11. — Понятовская В. М., В. Н. Макаревич, А. О. Джалилова, В. Д. Друзина, В. П. Кириллова, Е. Д. Мирошниченко, А. И. Сметанникова и И. С. Скалон. (1970). Изучение первичной биологической продуктивности луговых сообществ на научно-опытной станции Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР в Отрадном. Бот. журн., 55, 11. — Частухин В. Я. и М. А. Николаевская. (1953). Исследования по разложению органических остатков под влиянием грибов и бактерий в дубравах, степях и полевых полосах. Тр. БИН АН СССР, сер. II, Споры растений, 8. — Частухин В. Я. и М. А. Николаевская. (1969). Биологический распад и ресинтез органических веществ в природе. — Burgess A. (1967). The decomposition of organic matter in the soil. In: Soil Biology. — Lindeberg G. (1946). On the decomposition of lignin and cellulose in litter caused by soil inhabiting Hymenomycetes. Ark. Bot., 33. — Waksman S. A. (1931). Decomposition of the various chemical constituents of complex plant materials by pure cultures of fungi and bacteria. Arch. Microbiol., 2.

Ленинградский
государственный университет.

(Получено 24 IX 1970).

УДК 581.3 : 634.11

В. Н. Лизнев и В. М. Бурдасов

О ПОЛИЭМБРИОНИИ У ЯБЛОНИ

С 5 рисунками

V. N. LIZNEV AND V. M. BURDASOV. ON THE POLYEMBRYONY
IN APPLE-TREE

У одной из синергид наблюдалось сходство с яйцеклеткой и предполагается возможность истинной полиэмбрионии у яблони.

У 4—8% семян обнаружено формирование дополнительных зародышевых мешков из клеток археспория; у двух слившихся зародышевых мешков путем оплодотворения; в одной семязачатке сорта Смена обнаружено два зародыша. А у сорта Уральское наливное наблюдалось формирование двух отдельных нуцеллусов в общем интегументе и затем двух зародышей в одной семязачатке. У сибирских сортов яблони ложная полиэмбриония происходит спорадически.

Вегетативное размножение культурной яблони ограничивает действие естественного отбора на эмбриогенез и способствует сохранению различных отклонений в развитии женского гаметофита и формировании семян. Полиэмбриония является одним из таких отклонений. Она возникает на основе как полового, так и апомиктического процессов размножения и довольно часто встречается у покрытосеменных растений. Различные случаи полиэмбрионии разделяются на два основных типа: ложную и

истинную (Поддубная-Арнольди, 1964). При ложной полиэмбрионии под интегументом семязачки могут закладываться несколько нуцеллусов, причем в каждом из них по одному зародышевому мешку, или же несколько зародышевых мешков развиваются в одном нуцеллусе семязачки. Все остальные случаи относятся к истинной полиэмбрионии.

Фе (Veh, 1933) и А. В. Константинов (1960), изучая эмбриогенез разных сортов культурной яблони, отметили у нее ложную полиэмбрионию. Более подробно ложную полиэмбрионию исследовала Е. В. Ивановская (1960) у яблони сорта Папировка.

Данных об истинной полиэмбрионии у яблони гораздо меньше. Из отечественных работ нам известны четыре, в которых отмечалось это явление. Константинов (1960), исследовав 10 культурных сортов яблони, нашел три случая истинной полиэмбрионии, 2 раза он наблюдал разделение одного зародыша и 1 раз образование добавочного зародыша из клеток нуцеллуса. Е. В. Ивановская и И. Н. Орлова наблюдали образование двух зародышей в одном зародышевом мешке у крупноплодного сорта яблони Абазинское красное (Ивановская и Орлова, 1961; Орлова, 1963). Авторы полагают, что добавочный зародыш развивался из дополнительной яйцеклетки. В. В. Крылова (1966) приводит фотографию двух проэмбрио в одном зародышевом мешке. Она объясняет появление добавочного проэмбрио оплодотворением видоизмененной синергиды.

Весной 1966 года нами проводилось эмбриологическое изучение сибирских сортов яблони — Янтарка алтайская, Смена и Уральское наливное. Первые два сорта относятся к высокозимостойким мелкоплодным сортам типа ранеток, которые произошли от гибридизации сибирской яблони *Malus pallasiana* Juz. с крупноплодными среднерусскими и мичуринскими сортами *M. domestica* Borkh. Третий сорт принадлежит к группе среднезимостойких в сибирских условиях китаек (полукультурных яблонь); они являются второй гибридной генерацией сибирской яблони, полученной от скрещивания ранеток с крупноплодными сортами. Сорт Уральское наливное был выведен П. А. Жаворонковым при скрещивании сорта Ранетка красная с крупноплодным сортом Папировка.

Для изучения развития женского гаметофита исследовались бутоны, цветки и завязи. Материал фиксировался по Навашину. Дегидратация и инфильтрация парафином проводились по общепринятой методике. Толщина срезов варьировала от 12 до 20 мк. Препараты окрашивались железным гематоксилином по Гейденгайну с подкраской эозином и оранжем.

В нуцеллусе каждой сформированной семязачки изученных сортов яблони образуется многоклеточный археспорий, в котором развивается одна жизнеспособная материнская клетка макроспор. После редукционного деления материнской клетки образуется тетрада макроспор, из которых три дегенерируют. Оставшаяся макроспора увеличивается в размерах и после трех последовательных делений превращается в восьмиядерный зародышевый мешок. Таким образом, женский гаметофит исследованных сибирских сортов яблони относится к типу моноспорических восьмиядерных, что характерно для сем. *Rosaceae* (Магешвари, 1954) и, в частности, для яблони (Мейер, 1959). Зародышевый мешок яблони, по наблюдениям Константинова (1960), образуется из микропилярной макроспоры, а по данным Орловой (1963) — из халазальной. Нами отмечалось образование зародышевого мешка как из микропилярной, так и из халазальной макроспоры. В микропилярной части зрелого зародышевого мешка находится яйцевой аппарат, обычно состоящий из яйцеклетки и двух синергид, в центральной части — два полярных ядра и в халазальной — три антиподы (рис. 1). В большинстве случаев антиподы дегенерируют через сутки после раскрытия цветка. Оплодотворение зародышевых мешков в наших опытах обычно наступало через 36 часов после опыления. Вскоре после проникновения пыльцевой трубки в зародышевый мешок одна из синергид темнела, а через некоторое время разрушалась и другая. Оплодотворенная яйцеклетка содержала, как

правило, два ядрышка. Деление ее не начиналось до тех пор, пока число ядер эндосперма не достигало 16—20.

При анализе материала, собранного для изучения женского гаметофита, выявились отклонения от нормального типа развития. Отклонения у изучаемых сортов выражались в изменении и нарушении процессов дифференциации элементов зародышевого мешка. Так, например, встречаются зародышевые мешки, в которых одна из синергид приобретает черты морфологического сходства с яйцеклеткой. На рис. 2 представлен такой зародышевый мешок, зафиксированный через 6 часов после опы-

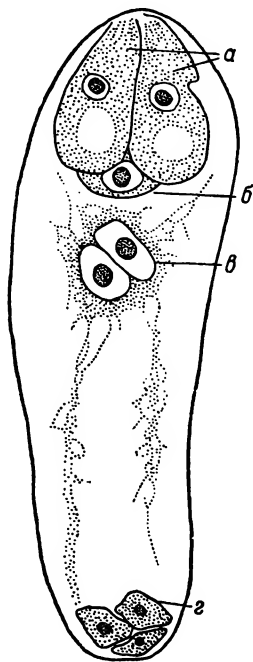


Рис. 1. Зародышевый мешок у яблони. (Увел. 500).

а — синергиды; б — яйцеклетка; в — полярные ядра; г — остатки антипод.

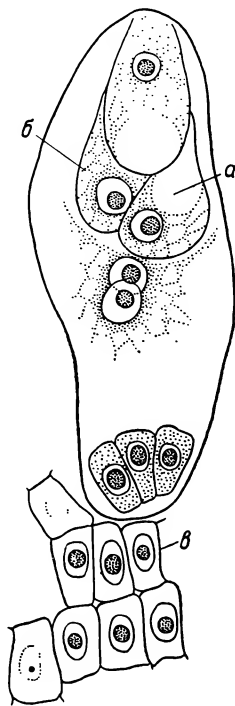


Рис. 2. Зародышевый мешок яблони сорта Янтарка алтайская с двумя яйцеклетками через 6 часов после опыления. (Увел. 500).

а — яйцеклетка; б — синергида, дифференцированная в яйцеклеткоподобную структуру; в — археспориальные клетки.

ления. Полярные ядра сближены и находятся в густой цитоплазме, присутствуют антиподы, а в халазальной части сохранились клетки археспория. Оплодотворения зародышевого мешка еще не произошло. Одна из синергид имеет структуру, близкую к яйцеклетке. Не исключено, что при определенных условиях она могла бы быть оплодотворена добавочным спермием. Мы полагаем, что у яблони возможна истинная полиэмбриония, когда одна из синергид приобретает черты сходства с яйцеклеткой и после оплодотворения дает добавочный зародыш.

Многим зародышевым мешкам присуща лабильность полярных ядер. Обычно полярные ядра располагаются рядом друг с другом, в центре зародышевого мешка или у яйцевого аппарата; но иногда они находятся на большом расстоянии друг от друга, одно — в халазальной части, другое — в микропиларной. Это, по нашим наблюдениям, нередко приводит к оплодотворению только одного ядра.

Особый интерес в изучении полиэмбрионии у яблони представляет археспориальный комплекс. При просмотре препаратов было выявлено,

что клетки археспория в период развития зародышевого мешка обычно дегенерируют, но у определенного процента семян они остаются жизнедеятельными. Этот археспориальный комплекс клеток может стать причиной появления дополнительных зародышевых мешков. Так, даже на поздних стадиях развития основного зародышевого мешка в археспориальном комплексе отмечены клетки, находившиеся в стадии синapsиса, диакинеза и т. д. Это свидетельствует о происходившем в таких клетках редукционном делении, которое при соответствующих условиях может привести к образованию дополнительных зародышевых мешков. Константинов (1960) считает возможным образование дополнительных зародышевых мешков из макроспор основной тетрады, из макроспор дополнительных тетрад, а также из клеток нуцеллуса (соматическая апоспория) или же непосредственно из клеток археспория без редукционного деления (генеративная апоспория).

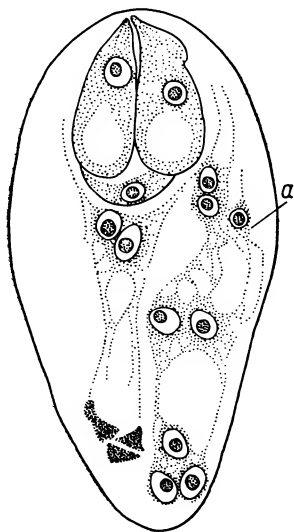


Рис. 3. Основной и дополнительный восьмиядерные зародышевые мешки яблони сорта Смена. (Увел. 500).

a — дополнительный зародышевый мешок (элементы яйцевого аппарата морфологически слабо выражены).

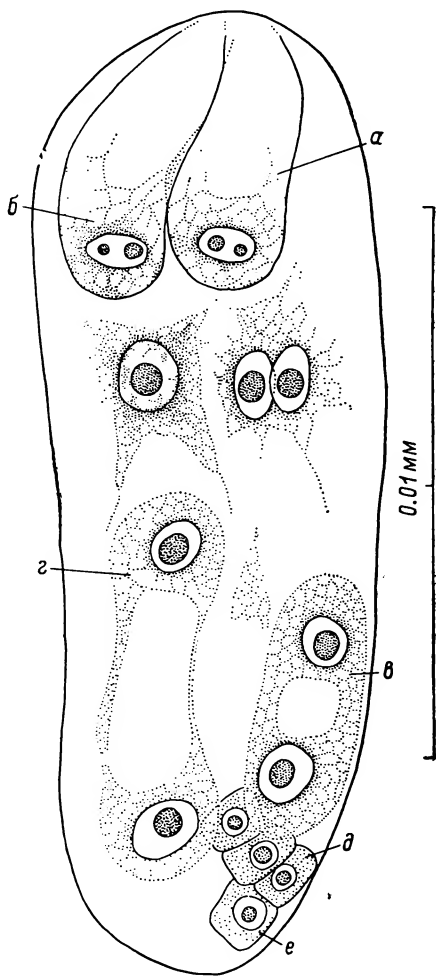


Рис. 4. Слившиеся зародышевые мешки у яблони сорта Смена. (Увел. 500).

a и *b* — оплодотворенные яйцеклетки основного и дополнительного зародышевого мешка; *e* и *g* — двужадерные зародышевые мешки; *d* — тетрада макроспор; *e* — клетка археспория.

Мы наблюдали возникновение дополнительных зародышевых мешков рядом с основным, у его халазальной части, или в полости основного. Иногда они были полностью сформированы и их структурные элементы занимали положение, характерное для зрелого зародышевого мешка, но морфологические особенности яйцевого аппарата были выражены слабо (рис. 3). В других случаях зародышевые мешки находились на двух- или четырехядерных стадиях развития. Дополнительные зародышевые мешки по мере своего развития могут сливаться в один и образовывать своеобразный синцитий. Например, у сорта Янтарка алтайская было обна-

ружено 4.7% семян с двумя и более слившимися зародышевыми мешками, а у сорта Смена — 8.2% таких семян. Семяпочки со слившимися зародышевыми мешками встречались со дня опыления и на протяжении семи суток после него. В материале более поздних сроков фиксации подобные зародышевые мешки уже не встречались.

Обычно в полости основного зародышевого мешка только один дополнительный зародышевый мешок достигает полного развития и имеет нормально дифференцированные элементы. На рис. 4 изображено несколько зародышевых мешков, находящихся в полости основного (сорт Смена). Наиболее развиты и в основном нормально дифференцированы два зародышевых мешка, но отдельные элементы у них морфологически выражены не совсем четко, что объясняется их взаимным давлением. Поэтому клетки микропиларной части зародышевых мешков несколько

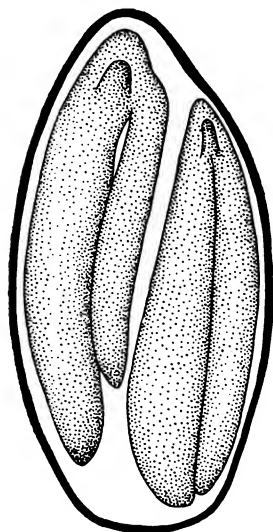


Рис. 5. Два зародыша на 60-й день развития в семечке с двумя нуцеллусами у яблони сорта Уральское наливное.

сжаты и их морфологическая специализация полностью не проявляется. Остальные зародышевые мешки находятся в двухъядерной стадии развития. Кроме того, в халазальной части слившихся зародышевых мешков находится тетрада макроспор. Наличие двух ядрышек в ядрах яйцеклеток основного и дополнительного зародышевых мешков и положение слившихся полярных ядер основного мешка позволяют утверждать, что в этих двух зародышевых мешках совершилось оплодотворение. По-видимому, в слившийся зародышевый мешок проникло несколько пыльцевых трубок. Подобные случаи мы наблюдали после дополнительного опыления цветков.

Слияние зародышевых мешков, находящихся в одном нуцеллусе, может явиться причиной ложной полиэмбрионии. При развитии нескольких зародышевых мешков в одном нуцеллусе и их оплодотворении, как было показано выше, вполне возможно образование нескольких зародышей в одной семечке. На наших препаратах отмечались такие случаи. Так, в семечке яблони сорта Смена обнаружено два расположенных рядом зародыша, один из которых был развит слабее другого. Около каждого из них была видна группа ядер эндосперма, расположенных в тяже плазмы. Аналогичный случай оплодотворения слившихся

зародышевых мешков и образования двух зародышей отмечался М. П. Солнцевой (1957) у *Fragaria grandiflora* Ehrh.

Ложная полиэмбриония может быть связана не только с возникновением нескольких зародышевых мешков в одном нуцеллусе, но и с изменением строения семечки. Такой тип полиэмбрионии отмечен нами у яблони сорта Уральское наливное. В семечках этого сорта неоднократно наблюдалось формирование двух нуцеллусов в общем интегументе. В каждом нуцеллусе такой семечки формировалось по нормальному зародышевому мешку и в обоих происходило оплодотворение. В результате в одном семени формировалось два зародыша, один из которых обычно несколько отставал в развитии. Такие случаи мы наблюдали на постоянных препаратах (рис. 5) семечек и при культивировании незрелых 30-, 45- и 60-дневных зародышей сорта Уральское наливное на искусственной питательной среде.

Обсуждение результатов

Ложная полиэмбриония обусловлена своеобразным строением семечки, а также наличием слившихся зародышевых мешков. Появление дополнительных зародышевых мешков связано с определенными особенностями археспориального комплекса — с прорастанием нескольких кле-

ток многоклеточного археспория; образующиеся из этих клеток зародышевые мешки по мере своего роста внедряются в полость основного зародышевого мешка. Об образовании дополнительных зародышевых мешков из клеток археспория, по нашему мнению, свидетельствуют двухъядерные зародышевые мешки и тетрады макроспор, которые мы наблюдали в халазальной части основного зародышевого мешка.

О ложной полиэмбрионии у изученного нами сорта Уральское наливное могут быть различные суждения. Появления двух нуцеллусов в общем интегументе может рассматриваться как уродство, поскольку такие двойные семяпочки отмечались у ряда других сортов (Veh, 1933; Константинов, 1960; Крылова, 1966). Однако такой тип полиэмбрионии встречается не только у сорта Уральское наливное, но и у Папировки. Сорт Уральское наливное возник от скрещивания Ранетки красной с Папировкой, у которой двойные семяпочки встречаются довольно часто, что позволило Е. В. Ивановской считать это явление сортовым признаком Папировки. Поэтому возможно, что склонность к образованию двойных зародышей в семенах у сорта Уральское наливное передалось по наследству от Папировки.

Значительно труднее объяснить появление двух зародышей в изученном нами материале. Можно предполагать, что это происходит при оплодотворении синергиды, приобретающей черты сходства с яйцеклеткой. Но это представляется нам маловероятным, так как на препаратах подобная картина нам ни разу не встречалась. Два зародыша могут появиться также вследствие оплодотворения яйцеклеток двух слившихся зародышевых мешков. Мы склонны считать образование второго зародыша результатом оплодотворения дополнительного зародышевого мешка, поскольку сами наблюдали такое явление.

На основании наших исследований мы пришли к выводу о том, что у сибирских сортов яблони ложная полиэмбриония происходит спорадически. Истинная полиэмбриония также возможна, но такие случаи, по видимому, встречаются еще реже.

ЛИТЕРАТУРА

- Ивановская Е. В., И. Н. Орлова. (1961). Данные по изменчивости яблони. Докл. высш. школы. Биолог. науки, 1. — Ивановская Е. В. (1960). Структура семяпочек и природа полиэмбрионии у сорта Папировка. Научн. докл. высш. школы. Биолог. науки, 1. — Константинов А. В. (1960). Эмбриология некоторых сортов яблони. Изв. АН СССР, сер. биол., 2. — Крылова В. В. (1966). Изучение биологии гаметогенеза и эмбриогенеза яблони. В сб.: Биология оплодотворения и гетерозис растений, 4. — Магешвари П. (1954). Эмбриология покрытосемянных. — Мейер К. И. (1959). Женский гаметофит и развитие семени у яблони. Бюлл. МОИП, отд. биол., 3. — Орлова И. Н. (1963). Аномалии в эмбриональном развитии как причина частичной стерильности яблони. Бот. журн., 48, 1. — Поддубная-Арнольди В. А. (1964). Общая эмбриология покрытосемянных растений. — Солнцева М. П. (1957). Особенности строения зародышевого мешка *Fragaria grandiflora* и явление полиэмбрионии. ДАН СССР, 116, 5. — Veh R. (1933). Beiträge zur Frage nach den Befruchtungsverhältnissen der für Deutschland wertvollsten Kernstein- und Beerenobstsorten. Gartenbauwissenschaft 8, 2.

Биологический институт
СО АН СССР,
Новосибирск.

(Получено 16 VII 1967).

А. Г. Сидорский, Э. А. Сидорская, Т. И. Алешина и Г. И. Угланова

ФЕРМЕНТАТИВНАЯ АКТИВНОСТЬ ЛИСТЬЕВ РАЗДЕЛЬНОПОЛЫХ РАСТЕНИЙ

A. G. SIDORSKY, E. A. SIDORSKAYA, T. I. ALIOSHINA
AND G. I. UGLANOVA. ENZYMATIC ACTIVITY IN LEAVES
OF DICLINOUS PLANTS

Исследование активности каталазы, пероксидазы и полифенолоксидазы в листьях раздельнополых однодомных и двудомных растений показало зависимость активности этих ферментов от степени выраженности пола у растений в онтогенезе. Выявлена взаимосвязь активности этих ферментов в процессе онтогенеза раздельнополых особей растений. Показано, что определяющим фактором активности ферментов является не морфологическое выражение пола растений, а его физиологическая значимость для организма.

Решение проблемы половой дифференциации растений многие исследователи связывают с изучением ферментативных особенностей раздельнополых организмов. Если учесть, что основным результатом действия гена (или любого другого наследственного механизма) является синтез специфических ферментов, то нельзя не признать первостепенную важность изучения ферментативного состава таких растений. Вероятно, пол организма накладывает отпечаток на кинетику действия большинства ферментов. Особый интерес представляет изучение оксидоредуктаз, так как именно на представителях этой группы впервые были показаны четкие ферментативные различия разнополых особей (Джапаридзе, 1965).

В литературе имеются указания о величинах и динамике активности каталазы у раздельнополых растений (Остапенко, 1960; Martos, 1962; Джапаридзе, 1965; Родионов и др., 1966), полифенолоксидазы (Остапенко, 1960; Martos, 1962; Родионов и др., 1966) и ряда других ферментов и ферментных систем. Экспериментальные данные часто носят противоречивый характер и слабо увязаны с особенностями половой дифференциации растений. Как установлено В. А. Монюшко (1937), морфологическое выражение пола иногда не соответствует физиологическому значению его для организма. Игнорирование этого факта в некоторых работах не могло не сказаться на результатах исследований.

В большинстве работ изучались ферменты у двудомных растений. Исследования ферментативной активности однодомных растений в связи с их половой дифференциацией нам неизвестны.

Целью нашей работы являлось изучение активности каталазы, пероксидазы и полифенолоксидазы у двудомных растений с различными морфолого-физиологическими типами пола и у однодомных растений с разной степенью сексуализации. Была поставлена задача исследования динамики активности этих ферментов в течение вегетации.

Методика

Объектами исследования были тепличные огурцы сорта Клинский многоплодный, грунтовые огурцы сорта Нежинский, тыква сорта Мозолевская, конопля сортов ЮСО-1 и СОУ, шпинат сортов Ростовский скороспелый и Голландский.

Огурцы выращивали в условиях вегетационных опытов (1967—1968 гг.) в осенне-зимний и зимне-весенний период и в условиях полевого опыта. С коноплей сорта СОУ были проведены три вегетационных опыта и один полевой опыт. Шпинат обоих сортов выращивался в условиях полевого опыта при трех сроках посева: 15 апреля, 10 мая и 4 июня. Конопля сорта ЮСО-1 и тыква выращивались только в полевых условиях. Для получения различных морфолого-физиологических типов пола у двудомных растений мы применяли предпосевную обработку семян мутагенами (перекись водорода) и супермутагенами (этиленмин,

диметилсульфат, нитрозометилмочевина) в концентрации 0.02—0.2 %, а также использовали короткий день (6—8 часов).

У однодомных растений опыты проводились на особях нормальных по степени половой дифференциации и на особях с резким уклонением сексуализации в мужскую или женскую сторону («мужские» и «женские» растения — Пангало, 1943). Такие особи — продукты расщепления популяции — были обнаружены только у растений грунтовых огурцов.

Фертильность пыльцы определялась методом проращивания на рыльце (Кисимова, 1966), степень стерильности женских половых элементов контролировалась по их способности к завязыванию семян.

Воздействием на двудомные растения мутагенами и коротким днем, отбором из популяции однодомных организмов физиологически мужских и женских растений нами были получены следующие морфолого-физиологические типы (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1
Морфолого-физиологические типы пола растений

Вид	Сорт	Морфологический тип						
		мужской		женский		однодомный		
		физиологический тип						
		фер- тиль- ный	сте- риль- ный	фер- тиль- ный	сте- риль- ный	одно- дом- ный	жен- ский	муж- ской
<i>Cannabis sativa</i> L.	{ СОУ ЮСО-1	+	+	+	+	+	+	—
		+	+	+	+	+	+	—
<i>Spinacia oleracea</i> L.	{ Ростовский . . . Голландский . .	+	+	+	—	+	—	—
		+	+	+	—	+	—	—
<i>Cucumis sativus</i> L.	{ Клинский . . . Нежинский . . .	—	—	—	—	+	—	—
		—	—	—	—	+	+	+
<i>Cucurbita pepo</i> L.	Мозолеевская . .	—	—	—	—	+	—	—

П р и м е ч а н и е. Знак + показывает наличие данного типа.

Из таблицы видно, что в наших опытах у двудомных растений были представлены все физиологические типы пола, за исключением мужского у растений с признаками обоих полов. Интересно, что морфологический тип пола иногда не совпадал с его физиологическим значением для организма. Внешне обоеполые растения нередко были физиологически однополыми, а однополые часто стерильными. Среди однодомных растений (огурцы и тыква) только у огурцов сорта Нежинский были выделены физиологически и функционально мужские и женские формы, хотя морфологически эти растения огурцов были обоеполыми.

Мы определяли в листьях каталазу методом Баха и Опарина, а также пероксидазу и полифенолоксидазу методом Михлина и Броновицкой (Ермаков и др., 1952).

Особое внимание было уделено отбору растительного материала для исследования. У шпината и конопли для анализа брались верхние, вполне сформированные листья. Исключались как молодые, растущие, так и старые, отмирающие. У однодомных растений брались листья с учетом пола цветка в пазухе исследуемого листа и этапа его развития. Этапы развития мы устанавливали в соответствии с классификацией И. Н. Львовой и Н. С. Сакович (1962).

Двудомные растения анализировались четыре раза: 1) в период морфологической половой дифференциации, 2) во время интенсивного роста, 3) во время цветения, 4) в период отмирания мужских растений, налива и созревания семян у женских.

Ферментативная активность листьев однодомных растений определялась с момента зацветания ежемесячно. Все результаты опытов статистически обработаны.

Результаты

Согласно исследованиям Л. И. Джапаридзе (1965), активность каталазы не является четким половым признаком двудомных растений в течение всей их вегетации. В то же время Тадокоро (цит. по: Иванов, 1935) более активную каталазу наблюдал у мужских растений.

Нами была определена активность этого фермента у подопытных растений всех морфолого-физиологических половых типов. В табл. 2 приведены данные для конопли сорта СОУ, выращивавшейся в условиях полевого опыта. Анализы проводились во вторую декаду мая, в первую декаду июня, в первую декаду июля и во вторую декаду августа во время прохождения указанных выше фаз развития. В таблицах мы не приводим среднеквадратичные отклонения, так как в подавляющем большинстве случаев они не превышали 5 %-й уровень.

ТАБЛИЦА 2
Влияние физиологического пола конопли
на активность каталазы
(в мг H_2O_2 на 1 г сырого веса)

Морфологический тип	Физиологический тип	Фаза развития			
		морфологическая дифференциация растений по полу	интенсивный рост	цветение	отмирание мужских растений, налив и созревание семян у женских растений
Мужской	Фертильный	17.6	15.3	24.1	33.5
	Стерильный	—	13.5	15.4	28.6
Женский	Фертильный	22.1	19.2	20.9	23.4
	Стерильный	—	18.7	20.5	26.5
Однодомный	Фертильный	—	18.4	22.2	27.5
	Пыльца стерильна, яйцеклетки фертильны	—	11.2	17.5	22.0

В первый срок анализов не для всех групп растений имелась возможность определить физиологический тип пола, но в дальнейшем в некоторых случаях была отмечена довольно четкая корреляция между морфологическим строением растений и их половым физиологическим типом.

Анализ табл. 2 показывает, что в начале вегетации морфологически мужские растения имеют более низкую активность каталазы, чем женские. Во второй срок определения фертильные особи с признаками двух полов и морфологически женские растения имели более высокую активность этого фермента. В последний срок определения наивысшая активность фермента была у морфологически мужских, однодомных и стерильных женских растений.

Для всех растений характерно повышение активности каталазы по мере развития. Небольшое снижение ее активности обнаружено у мужских и женских растений лишь в период интенсивного роста.

Такая же зависимость активности каталазы от морфолого-физиологического полового типа отмечена у конопли в вегетационном опыте и у шпината.

В литературе имеются указания на различную активность пероксидазы и полифенолоксидазы у двудомных растений. В. Н. Остапенко (1960) обнаружил более активную пероксидазу и полифенолоксидазу в тканях мужских растений; Тадокоро (цит. по: Иванов, 1935) нашел

более активную пероксидазу у мужских растений, а Джапаридзе — у женских. На основе анализа литературных данных и собственных исследований Джапаридзе (1965) приходит к выводу, что активность пероксидазы, как и каталазы, не может быть диагностическим признаком пола у растений.

Нами проведено параллельное определение активности полифенолоксидазы и пероксидазы (табл. 3).

ТАБЛИЦА 3

Активность полифенолоксидазы и пероксидазы
у растений шпината сорта Ростовский скороспелый
(мл 0.01 н. J)

Фаза развития	Фермент	Морфологический тип			
		муж- ской	женский	одно- дом- ный	
физиологический тип					
фер- тиль- ный	сте- риль- ный	фер- тиль- ный	фер- тиль- ный		
Морфологическая дифферен- циация растений по полу {	Пероксидаза	24.3	—	18.5	—
	Полифенолоксидаза . . .	2.4	—	3.1	—
Интенсивный рост {	Пероксидаза	29.2	25.0	23.6	26.4
	Полифенолоксидаза . . .	2.3	0.9	2.6	2.5
Цветение {	Пероксидаза	17.3	23.2	25.7	23.0
	Полифенолоксидаза . . .	2.0	1.1	1.0	1.1
Отмирание мужских расте- ний, налив и созревание семян у женских растений {	Пероксидаза	8.9	19.6	17.4	18.1
	Полифенолоксидаза . . .	2.5	0.7	0.8	0.5

Анализ табл. 3 показывает, что в первый срок определения (1-я декада мая) мужские растения имели более активную пероксидазу, а женские — полифенолоксидазу. По мере роста и развития морфологически мужских растений происходит снижение активности пероксидазы и полифенолоксидазы. Повышение активности последнего фермента наблюдается лишь в конце вегетации (3-я декада июня) у мужских растений с фертильной пыльцой. У фертильных женских растений отмечено повышение активности пероксидазы во второй (3-я декада мая) и третий сроки (2-я декада июня) и снижение ее в конце вегетации; активность же полифенолоксидазы все время снижалась по мере развития растений этой половой формы. Для растений с признаками обоих полов характерно снижение активности исследуемых ферментов от первого к последнему сроку анализа.

В первую половину вегетации мужские и однодомные формы шпината имели активность пероксидазы более высокую, чем женская форма. В период цветения наиболее активную пероксидазу мы обнаружили у женских растений, а в конце вегетации у стерильных мужских форм. Женские особи шпината имели более активную полифенолоксидазу в первую половину вегетации. Такая же зависимость нами была получена при определении активности этих ферментов в листьях конопля.

Сопоставление результатов опытов по определению активности трех ферментов у двудомных растений в процессе их роста и развития указывает на взаимосвязь их активности. Увеличение активности каталазы в большинстве случаев сопровождается снижением активности пероксидазы и полифенолоксидазы. Относительная активность полифенолоксидазы повышается при снижении активности пероксидазы; это обнаруживается при сопоставлении данных, полученных в один срок у всех типов растений.

Как было нами показано (Сидорский, 1965а, б), у однодомных растений имеется тесная связь между полом цветка, этапом его развития, возрастом растения и содержанием в листьях редуцирующих сахаров, сахарозы, общего и белкового азота, РНК.

Имеются данные об активности пероксидазы и полифенолоксидазы у однодомных растений огурцов (Родионов и др., 1966), но при этом не был учтен характер половой дифференциации особей и пол цветка в пазухе исследуемого листа. Такие же данные имеются для двудомных форм огурца сорта Посредник, используемого в селекции и производстве в качестве частично двудомного сорта для получения гибридов (Martos, 1962). У однодомных форм отмечено небольшое снижение активности каталазы в период плодоношения и повышение ее к концу вегетации. По мере старения растений, начиная с фазы цветения, происходит снижение активности пероксидазы и полифенолоксидазы. У частично двудомной формы огурца женские растения обладают более активной пероксидазой и полифенолоксидазой.

Нами изучалась активность указанных ферментов в листьях в зависимости от пола цветка, этапа его развития (согласно классификации Львовой и Сакович, 1962) и возраста растения (табл. 4). В таблице мы привели данные об активности ферментов только для листьев, имевших в пазухе зачатки цветков, находившихся на первом и последнем из исследованных нами этапов развития.

ТАБЛИЦА 4

Активность ферментов листьев огурцов
в зависимости от пола цветка, этапа его развития
и возраста растения (мг H_2O_2 и мл 0.01 н. J)

Пол цветка	Этап развития цветка	Июль			Август		
		каталаза	пероксидаза	полифенолоксидаза	каталаза	пероксидаза	полифенолоксидаза
Сорт Клинский многоплодный							
Женский	VI	12.4	28.5	3.8	22.6	10.7	1.8
	X	14.0	23.0	4.5	21.8	10.4	1.9
Мужской	VI	10.5	30.6	3.0	23.0	11.1	1.7
	Отцвел	12.1	27.4	3.4	22.4	10.8	1.7
Сорт Нежинский							
Женский	VI	17.8	22.7	2.3	26.1	8.5	1.1
	X	16.4	22.4	2.4	25.8	8.4	1.3
Мужской	VI	17.0	21.8	2.4	25.4	8.3	1.0
	Отцвел	17.5	22.3	2.4	25.9	8.3	1.1

Анализ наших данных показывает, что по мере старения растений обоих сортов огурцов снижается активность пероксидазы и полифенолоксидазы и возрастает активность каталазы. У тепличных огурцов и тыквы в начале вегетации отмечена зависимость между активностью ферментов в листьях, полом и этапом развития цветка в их пазухе. По мере развития цветка в листьях увеличивается активность каталазы и полифенолоксидазы и снижается активность пероксидазы. В этом же направлении изменяется активность ферментов, если в пазухе листа находится женский цветок. У грунтовых огурцов в течение всей вегетации, а у тыквы и тепличных огурцов в конце ее не отмечена связь между активностью ферментов в листьях с полом и этапом развития цветка в пазухе листа.

Табл. 5 показывает, что у физиологически мужских и женских растений грунтовых огурцов в течение вегетации отмечена различная активность ферментов. Для листьев физиологических женских растений

ТАБЛИЦА 5

Активность ферментов листьев огурцов
сорта Нежинский с различной направленностью
половой дифференциации ($\text{мгН}_2\text{О}_2$ и мл 0.01 н. J)

Пол цветка	Этап разви- тия цветка	Июль			Август		
		каталаза	перокси- даза	полифе- нолокси- даза	каталаза	перокси- даза	полифе- нолокси- даза
Физиологически женские растения							
Женский	VI	20.3	18.5	2.9	26.4	7.4	1.5
	X	21.0	18.3	2.9	25.8	7.0	1.4
Мужской	VI	20.8	18.6	2.8	26.1	7.5	1.2
	Отцвел	20.7	18.0	2.9	26.0	7.5	1.4
Физиологически мужские растения							
Женский	VI	15.1	24.3	2.5	21.4	10.3	0.8
	X	15.4	23.8	2.4	21.3	10.4	0.9
Мужской	VI	14.9	23.8	2.3	20.9	10.4	0.7
	Отцвел	15.3	24.2	2.4	21.2	10.1	0.7

характерны большая активность каталазы и полифенолоксидазы и меньшая активность пероксидазы по сравнению с листьями физиологически мужских растений. Внутри популяций особей с крайним выражением признаков пола какой-либо взаимосвязи между активностью этих ферментов в листьях, полом цветка и этапом его развития нами не отмечено.

Таким образом, исследования показали, что активность каталазы, пероксидазы и полифенолоксидазы в определенных условиях является половым признаком как однодомных, так и двудомных растений. Учитывая лабильность активности ферментов, следует исключительно строго подходить к отбору материала для анализов. Возраст растения, его физиологическое состояние, пол цветка в пазухе листа и этап его развития отражаются на активности ферментов. Выявлена взаимосвязь активностей этих ферментов в онтогенезе раздельнополых особей.

Показано, что определяющим фактором активности ферментов является не морфологическое выражение пола у растений, а его физиологическое значение для организма.

На наш взгляд, определение активности ферментов в начале вегетации растений может служить методом оценки формирующегося физиологического пола растения и иметь определенное прикладное значение в генетике и селекции; вероятно, только скрещивание растений определенного физиологического пола или определенной степени половой дифференциации может дать потомство с задатками тех или иных признаков и свойств, интересующих исследователей.

Авторы благодарят лаборантов М. М. Бестужева, Т. Ф. Ставицкую, В. А. Госкову, Г. В. Шурыгину за помощь в выполнении технической части работы.

ЛИТЕРАТУРА

Джапаридзе Л. И. (1965). Пол у растений, 2. — Ермаков А. И., В. В. Арасимович, М. И. Смирнова-Иконникова, И. К. Мурри. (1952). Методы биохимического исследования растений. — Иванов Н. Н. (1935). О биохимических различиях пола. Усп. биол. химии, 11. — Кисимова Л. А. (1966). Жизнеспособность пыльцы овощных пасленовых. Сельхоз. биол., 1, 4. — Львова И. Н., Н. С. Сакович. (1962). Биологический контроль за развитием и ростом огурца. В сб.: Биологический контроль в сельском хозяйстве. — Моношко В. А. (1937). Половые формы цветковых растений и закономерности в их географии и происхождении. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 2. — Остапенко В. Н. (1960). Активность окислительных ферментов у некоторых двудомных растений. Бот. журн., 45, 1. — Пангалло К. И. (1943). Пол и цветение у возделываемых *Cucurbitaceae*. Бот. журн., 28, 1. — Родионов В., Хр. Петров, В. Димитрова. (1966). Влия-

ние предпосевного прогревания семян на урожай и некоторые физиологические процессы огурцов. Физиолог. раст., 1.— Сидорский А. Г. (1965а). Влияние предпосевного облучения семян на окислительно-восстановительный режим и биохимизм листьев тепличных огурцов в связи с половой дифференциацией растений. Радиобиология, 4.— Сидорский А. Г. (1965б). Окислительно-восстановительный режим и биохимизм листьев тепличных огурцов в связи с половой дифференциацией растений. Биол. науки, 4.— Martos V. (1962). Az uborka ivarjellegének kialakulásában szerepet játszó egyes élettani és biokémiai sajátosságok. Kiserletgyiközl, 1.

Арзамасский государственный
педагогический институт
им. А. П. Гайдара.

(Получено 4 III 1969).

УДК 582.597.2 : 581.526.53 (235.211)

В. Н. Ухачева

ИРИСОВЫЕ СТЕПИ ВОСТОЧНОГО ПАМИРА

С 2 рисунками

V. N. UKHACHIOVA. THE IRIS STEPPES OF THE EASTERN PAMIRS

В статье рассматриваются некоторые фитоценоотические и эколого-биологические особенности *Iris loczyi* Kanitz. — редкого растения для флоры СССР и реликтового элемента флоры Восточного Памира.

Iris loczyi Kanitz. (*I. tianschanica* [Maxim.] Vved. ex Woron.) встречается во многих хребтах Тянь-Шаня и Памиро-Алая. Фитоценоотическая роль этого вида незначительна. По литературным данным, касатик Лочи является второстепенным компонентом в фитоценозах некоторых степных, полупустынных и нагорно-ксерофильных формаций: *Festuceta sulcatae*, *Leymeta dasystachys*, *Ptilagrostideta subsessiliflorae*, *Stipeta capillatae*, *Poaeta relaxae*, *Avenastreta tianschanici*, *Artemisieta tianschanici*, *A. santalinifoliae*, *Onobricheta echidnae*, *Ziziphoreta clinopodioidis* и др. (Станюкович, 1949; Головкова, 1959; Исаков, 1959; Сидоров, 1959; Коровин, 1962; Никитина, 1962; Степанова, 1962; Молдоярлов, 1964, и др.). В качестве согосподствующего вида он отмечен только в сообществах первых трех формаций.

На Восточном Памире нами зафиксированы фитоценозы с господством касатика Лочи (Ухачева, 1964). Проявление эдификаторной роли *Iris loczyi* в столь своеобразных природных условиях на ограниченном участке довольно обширного ареала вида — явление, заслуживающее внимания.

В целом для Памира *I. loczyi* — редкое растение (Иконников, 1963). Основной ареал этого вида лежит в пределах среднегорий. Самые нижние пределы его обитания — 1700—1900 м над ур. м. отмечены в хребтах Тянь-Шаня (Исаков, 1959; Никитина, 1962; Молдоярлов, 1964). В восточной части ареала *I. loczyi* заходит в высокогорья. В пределах Советского Союза на территории Восточного Памира, видимо, находится наивысшая высотная граница распространения этого вида. Здесь экземпляры касатика Лочи отмечены на абсолютных высотах 4200—4300 м в сообществах криофильной растительности.

I. loczyi образует фитоценозы на восточной окраине Памира в районах, пограничных с Кашгарией: в урочище Шадпут и в прилегающих долинах — Бузджилге, Бельутеке, Пангазджилге, Нагаракум. Они занимают слабо наклоненные днища долин и пологие шлейфы склонов северной экспозиции с песчаными почвами на абсолютных высотах 3900—4050 м.

Именно с широким распространением песчаных субстратов многие исследователи (Райкова, 1936; Станюкович, 1949; Агаханянц, 1966, и др.) связывают господство в этом районе степей вместо обычных для субальпийского пояса Восточного Памира терескеновых и полынных пустынь.

Нами было высказано предположение, что урочище Шадпут в сравнении с соседними районами получает несколько большее количество атмосферных осадков (Ухачева, 1964).

Однако вряд ли можно только этими факторами объяснить существование и господство степной растительности в этом районе. Растительный покров Памира имеет сложную историю. Наряду с широко распространенными сообществами здесь встречаются и сообщества с ограниченным ареалом, приуроченные к различным убежищам, экологическим нишам с более благоприятными условиями среды. К последним следует отнести и фитоценозы с доминированием касатика Лочи.

ТАБЛИЦА 1
Характеристика дерновин *Iris loczyi* Kanitz. в различных фитоценозах

Фитоценозы	Количество дерновин на 4 м ²	Диаметр дерновин (в см)	Живая часть дерновин (в %)
<i>Iris loczyi</i> + <i>Leymus dasystachys</i>	5	20—30	19—38
	3	31—60	14—35
<i>Iris loczyi</i> + <i>Ptilagrostis subsessiliflora</i>	7	1—7	100
	4	8—9	70—80
	3	14—20	37—65
	3	21—40	16—29
<i>Iris loczyi</i> + <i>Oxytropis chiliophylla</i>	6	15—20	25—57
	8	21—30	15—32
	2	31—35	14—21
<i>Ptilagrostis subsessiliflora</i> + <i>Iris loczyi</i>	3	4—10	100
	5	11—20	80—90
	1	30	43
<i>Ptilagrostis subsessiliflora</i> + <i>Allium polyphyllum</i>	5	1—6	100
	1	7	42
	1	12	24
<i>Oxytropis chiliophylla</i> + <i>Ptilagrostis subsessiliflora</i>	4	2—10	100
	4	11—20	46—80
	1	28	35
<i>Ptilagrostis purpurea</i> + <i>P. subsessiliflora</i>	2	1—3	100
	1	25	55
	1	35	39
<i>Allium polyphyllum</i> + <i>Astragalus myriophyllus</i>	3	4—10	100
	1	12	65

I. loczyi, в отличие от большинства памирских растений, характеризуется большими размерами: его дерновины нередко достигают 40—60 см в диаметре. Дерновины подвержены сильному отмиранию: живые части составляют обычно не более 40—50% (табл. 1). Только самые маленькие дерновинки (диаметром менее 10 см) не имеют следов отмирания. В крупных дерновинах (диаметром 40—60 см) на живые части нередко приходится всего 15—20%. Иногда большая цельная дерновина распадается на несколько отдельных дерновинок, лишенных связи между собой (рис. 1 и 2). Этот процесс, видимо, можно рассматривать как своеобразный вид партикуляции, понимая последнюю в широком смысле (Шалыт, 1965). Подобное явление аналогично образованию «ведьминых колец» у некоторых памирских растений (Райкова, 1925, 1930) и «лысых дернин» у ковыля галечного (Степенко, 1952).

I. loczyi является одним из раннецветущих растений. Его цветение приурочено ко второй половине мая—началу июня; с середины августа растения желтеют, начинают отмирать их надземные части. Семенное

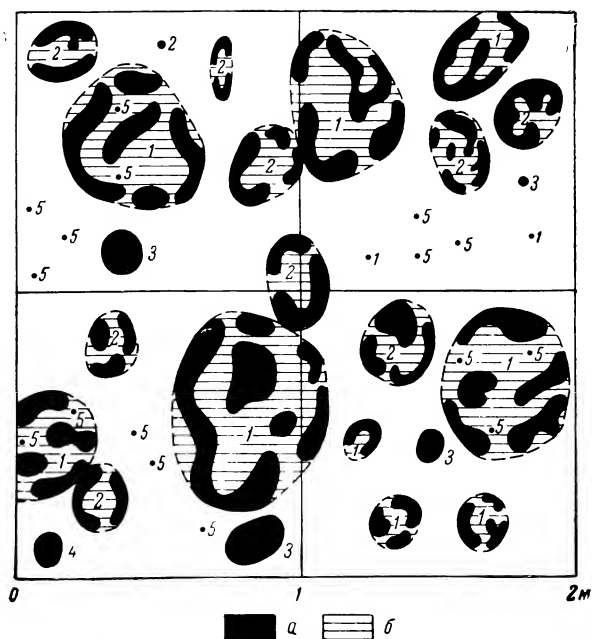


Рис. 1. Участок фитоценоза ассоциации *Iris loczyi* + *Ptilagrostis subsessiliflora*.

1 — *Iris loczyi*; 2 — *Ptilagrostis subsessiliflora*; 3 — *Astragalus myriophyllus*; 4 — *Oxytropis tianschanica*; 5 — *Leymus dasystachys*; а — живые части растений, б — отмершие части.

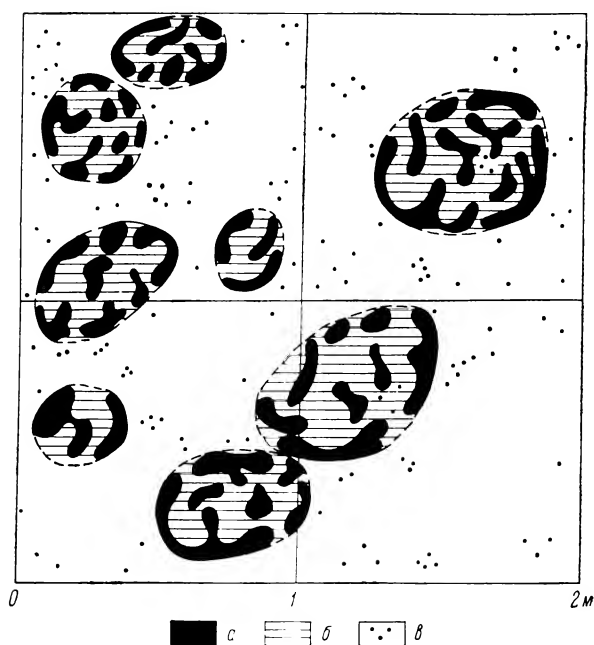


Рис. 2. Участок фитоценоза ассоциации *Iris loczyi* + *Leymus dasystachys*.

а — живые части дерновин *Iris loczyi*; б — отмершие части дерновин *I. loczyi*; в — побеги *Leymus dasystachys*.

возобновление подавлено: всходы, проростки, особи в ювенильном состоянии встречаются крайне редко. Плодоносящие экземпляры также единичны, мы их находили только по сухим руслам с временными водотоками и в депрессиях на северных склонах.

В одном из фитоценозов (22 VIII 1966) нами был произведен подсчет плодоносящих экземпляров *I. loczyi* и числа плодов. Фитоценоз относился к ассоциации *Iris loczyi*+*Leymus dasystachys* и занимал депрессию на северном шлейфе склона долины Шадпут (близ впадения в нее долины Бузджилги) на абсолютной высоте 3900 м. На 4 площадках (10—15 м²) учитывались дерновины касатика. В популяции *I. loczyi* преобладали особи большого возраста с дерновинами 40—60 см в диаметре, подверженные интенсивным процессам отмирания (рис. 2). Из 100 дерновин только на 15 образовались плоды (21 коробочка). На 6 дерновинах из 15 было по 2 коробочки, на остальных — по одной.

Мы не располагаем данными по всхожести семян у *I. loczyi*. В этом плане интересны материалы С. С. Иконникова и Л. И. Носовой (1967), проводивших опыты по проращиванию семян многих растений Памира. Семена *I. loczyi* во всех вариантах их опытов не прорастали. Авторы воздержались от объяснений, опасаясь случайности. Интересно, что некоторые другие представители шадпутских редкотравных степей, произрастающие совместно с присом, — *Oxytropis chiliophylla*, *Lindelofia pterocarpa*, *Poa litwinowiana* Ovcz., также характеризуются очень низкой всхожестью и растянутым периодом прорастания семян. Возможно, дополнительные исследования позволят отнести к этой группе растений и *I. loczyi*. Перечисленные виды Иконников и Носова относят к «консервативному элементу флоры», к реликтам ледниковой флоры Памира. Следует отметить, что и некоторые другие виды присов, близкие к рассматриваемому (например, *Iris bungei* Maxim.), также имеют очень растянутый период прорастания семян (Родионенко, 1961а).

В Шадпутском районе *I. loczyi* играет значительную ценоотическую роль: он образует самостоятельные фитоценозы и является одним из основных компонентов других сообществ. Мы имеем 38 описаний ирисовых фитоценозов и 124 описания других фитоценозов, в которых прис выступает в качестве содоминанта и ассектатора. Часть описаний ирисовых сообществ приведена в табл. 2.

Фитоценозы с господством касатика Лочи крайне просты по строению и структуре. Общее проективное покрытие растений колеблется в них в пределах 10—25%. Видовой состав беден: на пробной площади 100 м² в различных фитоценозах фиксировалось от 2 до 9 видов. Всего в ирисовых фитоценозах встречено 26 видов (табл. 2), которые относятся к 12 семействам и 20 родам. Наиболее характерными оказались представители сем. *Gramineae* и *Papilionaceae*. Подобное систематическое разнообразие, видимо, связано с длительной и сложной историей рассматриваемых сообществ.

Все компоненты ирисовых фитоценозов относятся к биоморфе травянистых многолетников. Обращает на себя внимание отсутствие полукустарничков, которые часто встречаются в других степных сообществах Восточного Памира. Среди однодольных травянистых растений встречаются дерновинные короткокорневищные (*Iris loczyi*, *Allium polyphyllum*, *Roegneria czimganica*), плотнодерновинные (*Ptilagrostis subsessiliflora*, *P. purpurea*), длиннокорневищные (*Leymus dasystachys*, *Carex stenophylloides*). Среди двудольных преобладают стержнекорневые, некоторые из них имеют подушковидную форму роста (*Oxytropis poncinsii*, *O. tianschanica*, *Braya pamirica*, *Astragalus kuschakevitschii*).

Большинство представителей ирисовых сообществ и сам доминантный вид следует рассматривать как ксерофиты. Многие из них одновременно являются и криофитами (Станюкович, 1960).

Несмотря на простоту строения и бедность видового состава фитоценозов, в формации касатика Лочи можно выделить 7 различных ассоциаций: I — *Iris loczyi*+*Ptilagrostis subsessiliflora*; II — I. I.+*Leymus*

ТАБЛИЦА 2

Сводная таблица описаний фитоценозов с господством *Iris loczyi* Kanitz.¹

Вид	Ассоциации ²																																		
	I					II					III					IV					V					VI					VII				
	номера описаний																																		
	количество видов на 100 м ²																																		
	проективное покрытие (в %)																																		
16	15	22	10	18	15	15	10	18	20	15	25	13	10	17	17	20	20	16	15																
<i>Iris loczyi</i> Kanitz.	10	8	15	5	11	9	10	7	14	12	10	15	7	6	10	10	10	9	8																
<i>Ptilagrostis subessitiflora</i> (Rupr.) Roshev.	5	5	6	3	4	—	—	—	—	2	0-1	0-1	1	—	—	—	2	1	0-1																
<i>Leymus dasystachys</i> (Trin.) Pilger	0-1	—	0-1	—	1	5	4	2	4	—	—	0-1	0-1	—	0-1	—	0-1	—	0-1																
<i>Ptilagrostis purpurea</i> (Griseb.) Roshev.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5	3	6	—	—	—	—	—	—	—																
<i>Astragalus myriophyllus</i> Bge.	—	—	—	—	0-1	—	—	0-1	—	—	—	0-1	5	3	4	—	—	—	—																
<i>Oxytropis chitiophylla</i> Royle	0-1	—	—	—	0-1	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—																
<i>Roegneria czimganica</i> (Drob.) Nevski	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—																
<i>Allium polyphyllum</i> Kar. et Kir.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—																
<i>Artemisia pamirica</i> C. Winkl.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—																
<i>Astragalus chadjanensis</i> Franch.	—	0-1	—	—	0-1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—																
<i>A. kuschakevitschii</i> B. Fedtsch.	—	—	—	—	—	—	—	0-1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—																
<i>Braya pamirica</i> (Korsch.) O. Fedtsch.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0-1	—	—	—	—	—	—	—	—	—																
<i>Carex stenophylloides</i> Krecz.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—																
<i>Chamaerhodos sabulosa</i> Bge.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—																
<i>Christolea crassifolia</i> Camb.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—																
<i>Dracocephalum heterophyllum</i> Benth.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—																
<i>Hedysarum cephalotes</i> Franch.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—																
<i>Lindelofia pterocarpa</i> M. Pop.	—	0-1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—																
<i>Macrotomia euchroma</i> (Royle) Pauls.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—																
<i>Oxytropis poncinsii</i> Franch.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—																
<i>O. tianschanica</i> Bge.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—																
<i>Polygonum pamiricum</i> Korsch.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—																
<i>Potentilla malacotricha</i> Juz.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—																
<i>P. moorcroftii</i> Wall.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—																
<i>Scrophularia incisa</i> Weinm.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—																
<i>Torularia korolkovii</i> Schulz	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—																

¹ Фитоценозы расположены по правому борту долины Шадпут на участке между устьем долины Бельуток и устьем долины Бузджилги; они занимают небольшие понижения по днищам долин и пологие шлейфы склонов северной экспозиции на абсолютной высоте 3900—4020 м. Все описания сделаны 17—22 июля 1966 г.

² Названия ассоциаций даны в тексте.

dasystachys; III — I. 1.+Ptilagrostis purpurea; IV — I. 1.+Astragalus myriophyllus; V — I. 1.+Roegneria czimganica; VI — I. 1.+Oxytropis chiliophylla; VII — I. 1.+Allium polyphyllum. В табл. 2 приведены описания фитоценозов каждой из выделенных ассоциаций. Наиболее широко распространены ценозы первых двух ассоциаций.

В качестве согосподствующего вида в пределах Шадпутского района *I. loczyi* встречается только в сообществах, доминантные виды которых являются содоминантными в ирисовых сообществах. Это степные ценозы, экологически и фитоценотически однотипные с ирисовыми. Ирисовые ценозы непосредственно связаны с ними постепенными переходами. С фитоценозами пустынь, лугов и криофильной растительности в данном районе ирисовые фитоценозы не контактируют.

Как ассектатор, *I. loczyi* отмечался в фитоценозах других степных формаций, в остепненных пустынях, в ценозах формаций криофильной растительности (*Poaeta litwinowianae*, *Lindelofieta pterocarpae*, *Artemisieta rhodantae*, *Oxytropideta poncinsii*, *Macrotomia euchromae*, *Ajanieteta tibeticae*, *Potentilleta pamiroalaicae*, *Festuceta alaicae*). Во всех этих сообществах ирис Лочи мало обилен и явно угнетен.

Экологический и фитоценотический оптимум касатика Лочи в Шадпутском районе связан с местообитаниями степного характера. Однако это особые степи. Близкие по экологии к ирисовым сообщества формаций *Ptilagrosteta subsessiliflorae*, *Alleta polyphylli*, *Poaeta Litwinowianae* и др. К. В. Станюкович (1949, 1960) относит к подтипу «редкотравных степей», Е. П. Коровин (1962) — к группе «холодных степей», Б. А. Быков (1968) — к подтипу «психрофильных степей». Многие фитоценозы и виды, слагающие эти степи, являются интересным объектом для специальных исследований. Последние позволят уточнить их классификационное положение и выяснить их генезис.

Изучение эколого-биологических и фитоценотических особенностей *I. loczyi* позволяет причислить его к реликтовым элементам флоры Памира. Ирисовые ценозы не соответствуют современной природной обстановке Памира. Несколько лучшие условия существования позволили им сохраниться в Шадпутском районе как в особом рефугиуме. Выявление и изучение таких консервативных видов и сообществ имеет большое значение для познания генезиса флоры и растительности Памира.

Ирисовые фитоценозы на Памире используются как пастбища. В силу большой разреженности травостоя и малого распространения они являются пастбищами среднего достоинства. Для выпаса наряду с другими ценозами редкотравных степей они используются в основном в зимний период, так как снежный покров в долинах урочища Шадпут маломощен и неустойчив.

Ирисы принадлежат к группе основных декоративных многолетников. Существует огромное количество сортов ирисов (Родионенко, 1961а, б). *I. loczyi* может быть рекомендован для введения в культуру как декоративное растение в степных и пустынных районах нашей страны.

ЛИТЕРАТУРА

- Агаханянц О. Е. (1966). Основные проблемы физической географии Памира, 2. — Быков Б. А. (1968). Биоэкологическая классификация растительности Советского Союза. Изв. АН КазССР, сер. биол., 4. — Головкова А. Г. (1959). Растительность Центрального Тянь-Шаня, ч. I. — Иконников С. С. (1963). Определитель растений Памира. — Иконников С. С. и Л. И. Носова. (1967). Вопросы флоры Памира в связи с биологией прорастания семян. Проблемы ботаники, IX. — Исаков К. (1959). Растительность бассейна Чон-Кемин. — Коровин Е. П. (1962). Растительность Средней Азии и Южного Казахстана, ч. 2. — Молдоярлов А. М. (1964). Растительность бассейна реки Калба и ее хозяйственное значение. — Никитина Е. В. (1962). Флора и растительность пастбищ и сенокосов хребта Киргизский Ала-Тоо. — Райкова И. А. (1925). Материалы к ботанико-географической характеристике Памира. Изв. Туркм. отд. РГО, XVII. — Райкова И. А. (1930). Растительные ландшафты Памира. Тр. САГУ, сер. XIII, 12. — Райкова И. А. (1936). Климат и растительность Памира. Тез. конфер. по с.-х. освоению Памира. Л. — Родионенко Г. И. (1961а). Род Ирис. — *Iris* L. — Ро-

дионенко Г. И. (1961б). Ирисы. — Сидоров Л. Ф. (1959). Материалы к характеристике луговой растительности Памира. Уч. зап. Лен. гос. пед. инст. им. А. И. Герцена, 205. — Станюкович К. В. (1949). Растительный покров Восточного Памира. — Станюкович К. В. (1960). Растительность высокогорий СССР, ч. I. Тр. СОПСа АН ТаджССР, 1. — Степанова Е. Ф. (1962). Растительность и флора хребта Тарбагатай. — Стешенко А. П. (1952). О биологии и продолжительности жизни ковыля галечного в условиях высокогорий Памира. Изв. АН ТаджССР, отд. естеств. наук, 1. — Ухачева В. Н. (1964). Особенности растительного покрова Шадпутского района Памира. Уч. зап. Лен. гос. пед. инст. им. А. И. Герцена, 239. — Шалыт М. С. (1965). Партикуляция у высших растений. Пробл. соврем. ботаники, 9.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 13 V 1970)

УДК 581.174+581.175.11 : 581.46 : 577.4

Н. Н. Благовещенская

О БИОЛОГИЧЕСКОМ ЗНАЧЕНИИ ПИГМЕНТОВ ЦВЕТКА

N. N. BLAGOVESHCHENSKAYA. ON THE BIOLOGICAL
SIGNIFICANCE OF FLOWER PIGMENTS

В № 7 «Ботанического журнала» за 1969 год опубликована статья Н. И. Малютин «О биологическом значении пигментов цветка». Проблема биологического значения окраски цветков растений давно привлекает внимание исследователей. Малютин считает, что окраска венчика служит лишь для улавливания солнечных лучей. Но если бы дело обстояло именно так, то цветки всех растений на Земле имели бы одинаковую окраску (способствующую наиболее полному восприятию энергии солнца) и не было бы такого цветового разнообразия венчиков, какое мы наблюдаем в природе (в окраске цветков различают около 300 различных оттенков).

Биологическая целесообразность такого разнообразия окраски цветков состоит в том, чтобы делать их более заметными для определенных видов насекомых-опылителей. Отрицать эту истину, отвергая классические и современные исследования, как это делает Малютин, нет оснований, тем более что к своим выводам он пришел умозрительно, без каких-либо собственных исследований и наблюдений в природе. Точности ради следует указать на одно его личное наблюдение: пчелы и осы вились около прилавков, где продавался мед, а не вокруг продавцов, торгующих срезанными цветками. Отсюда следует и вывод Малютина — пчелы ориентируются по запаху, а не по цвету.

Будучи энтомологом и специализируясь по насекомым-опылителям, хочу высказать свое мнение по этой проблеме. Древние покрытосеменные растения не были специализированы к агентам опыления, а использовали для перекрестного опыления и ветер, и насекомых, птиц и млекопитающих одновременно (Благовещенская, 1970; Первухина, 1970). Специализация как следствие сопряженной эволюции покрытосеменных к тому или иному агенту опыления возникла значительно позднее. Энтомофилия и анемофилия в равной степени вторичны по отношению к первичному неспециализированному способу опыления покрытосеменных растений.

С самых первых этапов становления покрытосеменных они эволюционировали сопряженно с животными и в первую очередь с насекомыми. В результате возникли сложные взаимосвязанные комплексы растений и животных. В процессе эволюции компоненты этих комплексов приспосабливаются друг к другу и к условиям среды. Возникшее в каком-то одном компоненте комплекса изменение предомляется в других его ком-

понентах, благодаря чему восстанавливается равновесие — соответствие между ними.

Окраска цветков и цветовое зрение насекомых в такой же степени, как запахи цветков и чувствительные сенсиллы насекомых, — неразрывные стороны одного и того же явления. Они возникают и развиваются в определенных комплексах организмов, например в комплексе пчелиные—цветковые растения. Давно известно, что на дальних расстояниях насекомые, разыскивая цветки, ориентируются по запаху, а на близких расстояниях — по окраске цветков. Все насекомые, связанные с цветками, обладают цветовым зрением и цветовой памятью не только на определенный цвет, но и на комбинацию цветов. Да еще следует отметить способность насекомых улавливать ультрафиолетовую окраску цветков. Дальтоники среди опылителей нет. У покрытосеменных растений мелкие цветки собраны в соцветия, иногда с яркими и крупными краевыми цветками, а если цветки одиночные, то они крупные и яркоокрашенные. Все это говорит о том, что особенности цветового зрения насекомых и различные окраски цветков есть результат единого процесса приспособления этих организмов друг к другу в ходе длительной сопряженной эволюции.

Что касается биологического значения пигментов растений в восприятии энергии солнца, то это само собой разумеющаяся истина. И никто не отрицает роли окраски в поглощении и отражении солнечных лучей. Но дело в том, что окраска цветков разнообразна и это разнообразие — следствие сопряженной эволюции растений и насекомых опылителей.

ЛИТЕРАТУРА

Благовещенская Н. Н. (1970). Эволюция пчелоопыления у покрытосеменных в свете теории сопряженной эволюции. Бот. журн., 55, 9. — Первуюхина Н. В. (1970). Проблемы морфологии и биологии цветка.

Ульяновский педагогический
институт.

(Получено 7 X 1969).

УДК 581.174+581.175.11 : 581.46 : 577.4

Н. В. Первуюхина

К ВОПРОСУ О БИОЛОГИЧЕСКОМ ЗНАЧЕНИИ ПИГМЕНТОВ ЦВЕТКА

[N. V. PERVUKHINA] ON THE PROBLEM OF THE BIOLOGICAL
SIGNIFICANCE OF FLOWER PIGMENTS

Длительное время ботаники придавали совершенно исключительное значение энтомофилии в эволюции покрытосеменных. Этим способом опыления объяснялась победа покрытосеменных на Земле, и возникновение цветка рассматривалось как приспособление к нему. Гермафродитизм цветка, становление завязи, наличие нектарников, окраска цветка — все это связывалось только с приспособлением к энтомофилии. Наличие тонко дифференцированных приспособлений к перекрестному опылению и выработка механизма биологической изоляции форм считались преимуществами энтомофилии. Лишь относительно недавно наметилась возможность внести коррективы в эти представления. Основания для этого дают исследования в различных областях ботаники.

Одними исследователями показано, что подавляющее большинство эдификаторов растительного покрова СССР, этих подлинных «победителей в борьбе за существование» среди растений, является анемофилами (Лавренко, 1947), что свидетельствует о преимуществах анемофилии в современных условиях существования. Другими — вскрыты факты тон-

чайше дифференцированных приспособлений анемофилов для осуществления перекрестного опыления и для биологической изоляции форм (Пономарев, 1959, 1966 и др., а также работы исследователей его школы). Третьими — обнаружена полифункциональность признаков, ранее связываемых только с энтомофилией. Так, получены доказательства полифункциональности нектарников (Карташова, 1957, 1965; Porsch, 1957; Герасимова-Навашина, 1966, и др.), из этого сделано заключение, что нектарники «старше опыления» и их сопряженность с энтомофилией представляет собой «использование уже готового механизма» (Faegri a. van der Pijl, 1966). Дана оценка эволюционных преимуществ чередования процессов перекрестного опыления и самоопыления, свойственного покрытосеменным (Шмальгаузен, 1946; Heslopp-Harrison, 1964). Тем самым значение гермафродитизма цветка покрытосеменных, обеспечивающего возможность такого чередования, выступает в новом качестве. Даны доказательства идеи М. И. Голениной о приспособительном значении завязи покрытосеменных как влажной камеры для развивающихся семязачатков (Первухина, 1955, 1970). Мысль о завязи как влажной камере высказали также Ли (Li, 1960), Фэгри и Пэйл (Faegri a. van der Pijl, 1966) и др.

Наконец, четвертые исследователи предприняли попытку доказать, что первичные покрытосеменные не были специализированными энтомофилами, но обладали неспециализированным способом опыления; они использовали для переноса пыльцы как различных агентов из мира животных, так и ветер, прибегая к самоопылению в трудных условиях существования (Первухина, 1967, 1970). Эта идея получила дополнительные аргументы в работах ряда ботаников (Endress, 1969; Mowzowich, 1970;¹ Иванова, 1970, и др.).

Заметка Н. Н. Благовещенской говорит о том, что представления о неспециализированном опылении первичных покрытосеменных разделяются и некоторыми энтомологами.

В свете этих данных из различных областей ботаники и зоологии прежние представления об исключительном, решающем, значении энтомофилии в победе покрытосеменных и в формировании цветка выглядят несколько односторонними и преувеличенными.

Приведенные в заметке Н. И. Малютина «О биологическом значении пигментов цветка» (Бот. журн., № 7, 1969) факты свидетельствуют о возможности видеть в пигментах цветка приспособление к использованию солнечного света. Представляет несомненный интерес попытка Малютина по-новому расшифровать приспособительное значение своеобразной темной пигментации частей цветка некоторых видов *Delphinium*, которая расценивалась как «ложный шмель» и связывалась с приспособлением к энтомофилии (хотя насекомые в равной степени посещают цветки как с этой пигментацией, так и без нее).

Н. Н. Благовещенская (см. ее статью в этом номере журнала) считает, что роль пигментов растений в восприятии энергии солнца является само собой разумеющейся истиной и что никто не отрицает роли окраски в усвоении или отражении солнечных лучей. Никто этой роли, действительно, не отрицает, но применительно к пигментам цветка никто практически о ней не говорит (так что отрицать в сущности нечего). Об этой роли окраски цветка нет данных ни в монографиях по морфологии растений, ни в сводных трудах по экологии опыления. По этому поводу можно найти лишь очень редкие и беглые упоминания. Так, Гебель в «Органографии растений» (Goebel, 1933) в разделе «Биологическое значение цветочных покровов» замечает, что было бы ошибкой связывать пигменты цветка только с приспособлением к энтомофилии. Указывая, что у некоторых ветроопыляемых хвойных мужские и женские репродуктивные органы имеют яркую окраску, Гебель высказывает мнение, что первичной при-

¹ В английском резюме указанной статьи есть неточности: данные одних авторов приписываются другим.

чиной возникновения ярких окрасок репродуктивных органов были какие-то еще непознанные особенности их обмена веществ, зависящие от внешних факторов. В ходе эволюции они оказались сопряженными с энтомофилией. Этим замечанием Гебель ограничивается. Немногие другие авторы, обращавшие внимание на пигменты репродуктивных органов, рассматривали эту особенность с позиций типологической концепции и не касались ее приспособительного значения. В недавно опубликованной сводке по экологии опыления Фэгри и ван дер Пэйл (1966), в разделе, посвященном ветроопылению, указывают, что брактей и околоцветник анемофильных растений имеют преимущественно зеленую расцветку или окрашены в тона от темно-коричневых до красноватых; далее они пишут, что высказаны предположения о значении темно-красного цвета для температуры репродуктивных органов, особенно в почке.

Единичны и специальные работы, авторы которых пытаются вскрыть биологическое значение пигментов цветка, помимо их роли в «аппарате привлечения» опылителей: так, П. М. Жуковский и Ж. Медведев (1948) связывают красный и желтый цвета репродуктивных органов многих растений (желтые спорофиллы саговников и гинкго; окрашенные в красноватые, красно-бурые или желтоватые цвета молодые шишки хвойных; желтые пыльники, пыльцевые зерна и рыльца многих покрытосеменных; красные пыльники и рыльца многих тропических растений и т. д.) с наличием в них каротиноидов, продукты распада которых (под влиянием определенных лучей спектра) используются, по их мнению, при осуществлении полового процесса. Учитывая такую скудость сведений о значении пигментов репродуктивных органов, не связанном с привлечением животных опылителей, трудно согласиться с Н. Н. Благовещенской в том, что этот вопрос представляет саму собой разумеющуюся истину.

Следует тем не менее признать, что точка зрения Н. И. Малютина (несмотря на сделанные им оговорки о том, что насекомые «в какой-то степени воспринимают ту или иную окраску», и о значении «нектарных меток» для ориентации насекомых на близких расстояниях) грешит односторонностью и потому дает повод для критики.

Сопряженность эволюции пигментов цветка и зрительных восприятий животных, служащих агентами перекрестного опыления, как это отмечает Н. Н. Благовещенская, не вызывает сомнений. По этому поводу имеются вполне надежные сведения для каждой из групп опылителей. Для одних опылителей (летучие мыши) установлена «цветовая слепота», и окраски опыляемых ими цветков соответственно тусклые — зеленоватые или темно-красные, редко — розовые, причем цветки обладают характерным сильным запахом. Для других (птицы) — выяснено, что они привлекаются яркой окраской цветков — алой или ярко-пестрой, напоминающей расцветку попугаев, и, по-видимому, запахов вообще не воспринимают. Насекомые обладают «цветовым зрением». Каждой из групп насекомых опылителей соответствуют цветки определенных окрасок. Сведения о наличии ультрафиолетовых узоров на частях цветка еще более углубили познания о зрительных восприятиях насекомых. Именно эти, невидимые нашим глазом, ультрафиолетовые узоры оказывают наиболее сильное зрительное воздействие на таких опылителей, как пчелы (см., например, обзорную работу Kugler, 1963). Все эти сведения обстоятельно изложены в уже упоминавшейся книге Фэгри и ван дер Пэйла (1966), среди многих достоинств которой следует отметить обилие материалов по опылению покрытосеменных в тропиках (ранее изученному очень мало). В связи с этим обобщения авторов опираются на большой и разносторонний фактический материал.

Выступая против односторонности распространенных представлений, Н. И. Малютин по существу занимает не менее одностороннюю позицию. Между тем решение вопроса о приспособительном значении тех или иных признаков обычно укладывается в формулу «и то и другое», а не «или-или». В односторонности позиций Малютина, однако, проявляется закономерность, которую подметил еще К. А. Тимирязев, указавший, что

утверждению новых взглядов обычно сопутствуют некоторые крайности и натяжки, порождающие в свою очередь преувеличенный скептицизм, и только вызванная этим дискуссия выясняет истинное положение дел.

Публикация заметки Н. И. Малютина, при всей односторонности позиций автора, с моей точки зрения, полезна тем, что привлекает внимание к одному из возможных приспособительных значений пигментов цветка, ранее почти не учитывавшемуся. Выяснение полифункциональности структурных особенностей цветка, приспособительное значение которых ранее связывалось только с энтомофилией, должно способствовать более глубокому проникновению в сущность связанных с ним биологических явлений.

ЛИТЕРАТУРА

- Герасимова-Навашина Е. Н. (1966). Еще об одной возможной биологической функции нектарников. Бот. журн., 51, 12. — Жуковский П. М. и Ж. Медведев. (1948). Значение световой энергии и каротиноидов для развития бесполого и полового поколений в растительном мире. Усп. совр. биол., 26, 1 (4). — Иванова И. Е. (1970). Некоторые особенности цветения и опыления рясок (*Letnaseae* S. Gray). Бот. журн., 55, 5. — Карташова Н. Н. (1957). Антибиотические свойства нектара и нектарников некоторых растений. Журн. общей биол., 18, 3. — Карташова Н. Н. (1965). Строение и функция нектарников цветка двудольных растений. — Лавренко Е. М. (1947). Об изучении эдификаторов растительного покрова. Сов. бот., 15, 1. — Малютин Н. И. (1969). О биологическом значении пигментов цветка. Бот. журн., 54, 7. — Первухина Н. В. (1955). О биологическом значении завязи покрытосеменных и факторах, обусловивших ее возникновение. Бот. журн., 40, 5. — Первухина Н. В. (1967). Опыление первичных покрытосеменных и эволюция способов опыления. Бот. журн., 52, 2. — Первухина Н. В. (1970). Проблемы морфологии и биологии цветка. — Пономарев А. Н. (1959). О биологической изоляции *Festuca sulcata* Hack. и *Festuca pseudovina* Hack. ДАН СССР, 127, 3. — Пономарев А. Н. (1966). Некоторые приспособления злаков к опылению ветром. Бот. журн., 51, 1. — Шмальгаузен И. И. (1946). Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора). — Endress P. (1969). Gesichtspunkte zur systematischen Stellung der Eupteleaceen (*Magnoliales*). Ber. Schweizer. Bot. Gesellsch., 79. — Faegri K. a. L. van der Pijl. (1966). The principles of pollination ecology. — Goebel K. (1933). Organographie der Pflanzen, 3, 3. — Heslop-Harrison T. (1964). Forty years of genecology. In: Adv. Ecol. Res., 2. — Kugler H. (1963). U.-V. Musterungen auf Blüten und ihr Zustandekommen. Planta, 59, 3. — Li H. L. (1960). A theory on the ancestry of Angiosperms. Acta Biotheoret., 13, 4. — Mowzowich J. (1970). The evolution of modes of pollination. Wiadomosci ecologiczne., 16, 1. — Porsch O. (1957). Alte Insectentypen als Blumenbestäuber. Österreich. Bot. Ztschr., 104, 1—2.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 20 VIII 1971).

УДК 581.9 (470.51)

Т. П. Ефимова, В. В. Сентемов и А. В. Сентемова

НОВЫЕ ДЛЯ УДМУРТИИ ВИДЫ РАСТЕНИЙ

T. P. YEFIMOVA, V. V. SENTEMOV AND A. V. SENTEMOVA.
PLANT SPECIES NEW FOR THE UDMURTIAN A. S. S. R.

За последние годы список растений Удмуртии значительно увеличился (Ефимова, 1961, 1964, 1965; Ефимова и Туганаев, 1964) и достиг к 1963 году 885 видов (Ефимова, 1965). Список видов пополнялся в результате описания новых заносных растений из более южных, восточных и западных областей и краев СССР вследствие обнаружения ряда редких дикорастущих видов, которые ранее ботаниками замечены не были (хотя на территории республики произрастают давно), и за счет интродукции и акклиматизации различных деревьев и кустарников, используемых для озеленения улиц и скверов, садов и парков, для создания защитных полос вдоль шоссе и железных дорог.

Один из авторов этой статьи уже отмечал, что дальнейшее изучение флоры республики пополнит список ее новыми видами (Ефимова, 1965).

При изучении распространения растений в Удмуртии мы нашли несколько новых видов, не указанных в региональных работах, посвященных флоре республики. Кроме того, обнаружены новые местонахождения известных, но редких в Удмуртии видов растений.

Адвентивные виды

1. *Salsola tamariscina* Pall.

Найден в 1966 г. на железнодорожной насыпи близ ст. Ува.

2. *Atriplex oblongifolia* Waldst. et Kit.

3. *A. heterosperma* Bge.

4. *A. patens* (Litv.) Iljin.

5. *A. rosea* L.

6. *A. nitens* Schkuhr.

Все виды лебеды были найдены в окрестностях г. Ижевска в 1967 и 1968 гг.

7. *Plantago indica* L.

Найден в 1966 г. на железнодорожной насыпи на перегоне Кама—Шоля.

8. *Digitaria ischaemum* (Schreb.) Muhl.

Найдена в пойме р. Камы у с. Гольяны в 1966 г.

9. *Coronilla varia* L.

10. *Silene pendula* L.

11. *Isatis tinctoria* L.

12. *Cerastium arvense* L.

Последние четыре вида найдены на железнодорожной насыпи у ст. Пычас в 1966 г.

Не указанные ранее для флоры Удмуртии виды

1. *Achillea setacea* Waldst. et Kit. Найден 8 августа 1966 г. в окрестностях Ижевска среди зарослей орешника (лещины).

2. *Achillea pannonica* Scheele. Найден в 1968 г. в окрестностях пос. Тюлькино-Пушкар.

3. *Rubus humulifolius* C. A. Mey. Найден в 1965 г. у с. Кулига и 18 июня 1967 г. в окрестностях пос. Тюлькино-Пушкар.

4. *Rubus chamaemorus* L. Найден в 1967 г. у пос. Тюлькино-Пушкар.

5. *Linum catharticum* L. Найден в 1968 г. в окрестностях пос. Тюлькино-Пушкар.

6. *Pinguicula vulgaris* L. Найден в 1968 г. у пос. Лынга.

7. *Coeloglossum viride* (L.) Hartm. Найден в окрестностях Ижевска в 1968 г.

8. *Goodyera repens* (L.) R. Br. Найден в 1968 г. у пос. Тюлькино-Пушкар.

9. *Gymnadenia odoratissima* (L.) L. C. Rich. Найден в 1967 г. у дер. Казаково.

10. *Ostetricum palustre* (Hoffm.) Bess. Найден в 1968 г. в долине р. Позимь в окрестностях Ижевска.

11. *Primula macracalyx* Bge. Найден на опушке смешанного леса в окрестностях Ижевска в 1966 г.

12. *Stellaria diffusa* Willd. Найден в окрестностях Ижевска в 1968 г.

13. *Peplis portula* L. Найден в 1968 г. у пос. Ныргында.

Новые местонахождения известных, но редких для флоры Удмуртии или адвентивных видов растений

1. *Convallaria majalis* L. Найден 2 июля 1954 г. на лугах р. Кильмезь около с. Сюмси, в 1966 г. — у пос. Кильмезь и в 1968 г. — у р. Арлеть.

2. *Dianthus borbasis* Vandas. Найден в 1968 г. у пос. Тюлькино-Пушкар.

3. *Knautia tatarica* (L.) Litv. Найден в смешанном лесу близ ст. Лынга в июле 1960 г.

4. *Rubus arcticus* L. Найден в июле 1960 г. близ ст. Чур, в 1965 г. — близ ст. Ува, в 1967 г. — в окрестностях пос. Тюлькино-Пушкари.

5. *Torilis japonica* (Houtt.) DC. Найден у пос. Ныргында в 1968 г.

6. *Nardus stricta* L. Найден в окрестностях пос. Тюлькино-Пушкари в 1968 г.

При озеленении улиц городов и сел Удмуртии, создании скверов и парков и защитных полос вдоль железных дорог используются различные виды деревьев и кустарников, не встречающиеся в природной флоре республики. Мы поместили их в данной статье, так как в региональных работах, посвященных описанию растений, используемых для озеленения, они не указаны. Кроме того, известны случаи одичания некоторых видов этих растений (Маевский, 1964). К числу их относится 22 следующих вида:

Physocarpus opulifolia (L.) Maxim., *Acer negundo* L., *A. tataricum* L., *A. campestre* L., *Parshenocissum quinquefolia* (L.) Planch., *Symphoricarpus albus* (L.) Blake, *Aesculus hippocastanum* L., *Elaeagnus angustifolia* L., *Sorbaria sorbifolia* L., *Hippophae rhamnoides* L., *Thuja occidentalis* L., *Cornus alba* L., *Spiraea crenata* L., *Berberis vulgaris* L., *Crataegus oxyacantha* L., *Vitis vinifera* L., *Ulmus pumila* L., *Syringa iosikaea* Jacq. f., *Fraxinus excelsior* L., *Pinus sibirica* (Rupr.) Mayr, *Spiraea salicifolia* L., *S. media* Fr. Schmidt.

О трех последних видах имеются сообщения в литературе (Ефимова, 1961; Петров, 1962). Но М. Ф. Петров сообщает только о Заякинской кедровой роще; однако старые насаждения *Pinus sibirica* имеются в с. Пышкет, а молодые посадки — на ст. Озоно-Чепца, в окрестностях Ижевска и в самом городе.

Spiraea salicifolia указана Т. П. Ефимовой для юга Удмуртии: *Spiraea media* приводится для Удмуртии А. Д. Фокиным (1929). В настоящее время эти виды спиреи высажены в парках и скверах многих населенных пунктов республики.

ЛИТЕРАТУРА

Ефимова Т. П. (1961). Адвентивные растения в Удмуртии. Бот. журн., 46, 7. — Ефимова Т. П. (1964). Редкие растения. В сб.: Край Удмуртский, 2. — Ефимова Т. П. (1965). Отличительные особенности флоры Удмуртии. Доклады и сообщения научн. конф. физ.-мат. и естеств. факультетов Удмуртск. гос. пед. инст. — Ефимова Т. П. и В. В. Туганаев. (1964). О некоторых редких и новых для флоры Удмуртии видах растений. Бот. журн., 49, 12. — Ильин М. М. (1936). Сем. *Cheporodiaceae*. Флора СССР, 1. — Маевский П. Ф. (1964). Флора средней полосы европейской части СССР. — Немиров Е. (1965). Виноград в Сарапуле. В сб.: Край Удмуртский, 3. — Петров М. Ф. (1962). Кедровая роща в Удмуртии. Природа, 6. — Сентемов В. В. (1967). *Salsola collina* Pall. в Удмуртии. Бот. журн., 52, 3. — Фокин А. Д. (1929). Краткий очерк растительности Вятского края. В сб.: Вятский край.

Ижевский
сельскохозяйственный институт
и
Удмуртский
государственный педагогический институт.

(Получено 1 XI 1968).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 581.132

O. V. S. Heath. Physiological aspects of photosynthesis. 1969. Stanford University press. Stanford, California : 1: 310, fig. 141. Bibl. 338. (О. В. С. Хит. Физиологические аспекты фотосинтеза)

О. А. СЕМИКНАТОВА (A REVIEW)

В середине 1969 года был опубликован курс лекций о физиологических аспектах фотосинтеза, который написал профессор агрономии университета в Ридинге О. В. С. Хит. Теперь, когда успехи молекулярной биологии и биохимии отодвинули вопросы физиологии и экологии фотосинтеза на второй план, появление книги Хита имеет большое значение. Она привлекает внимание к эколого-физиологическому подходу в исследованиях фотосинтеза, что несомненно полезно, так как возможности такого подхода еще далеко не исчерпаны. Развитие техники измерения газообмена и кондиционирования условий во время опыта или при выращивании растений открыло новые перспективы для эколого-физиологических работ. Можно выразить уверенность, что такие работы дадут еще много нового для понимания механизма фотосинтеза. Это сознает и автор рецензируемой книги: в обстоятельном введении он останавливается на роли физиологических исследований в прогрессе общих представлений о механизме фотосинтеза. Что касается значения чисто физиологических работ по фотосинтезу, то, по мнению Хита, оно заключается прежде всего в том, что эти работы проводятся не на одноклеточных водорослях и субклеточных структурах, а на высших растениях, играющих первостепенную роль в жизни человечества. В этом нельзя не согласиться с автором.

Книга Хита невелика (всего около 300 страниц, около 12 печ. л.), и это не обычная свodka, где равномерно освещены все вопросы влияния внешних факторов на фотосинтез. Книга имеет свое лицо, свои особенности как по содержанию, так и по изложению. В ней рассмотрены те вопросы физиологии фотосинтеза, которые ближе к экспериментальным исследованиям автора. Поэтому материал дан в творческом изложении, весьма квалифицированно, иногда субъективно. Автор пишет, что он стремился не приводить общезвестных истин и не провозглашать новых, а показать, как развивались, на каких фактах основаны и насколько доказаны современные представления в той или иной области фотосинтеза.

Во всех главах Хит дает сначала краткую историю вопроса, а затем разбирает основополагающие исследования соответствующей области, причем указывает и методы получения данных, и возможности их различной интерпретации. Автор показывает разногласия в литературе и даже подчеркивает их, внося таким способом элементы критического подхода к материалу. Это делает книгу особенно полезной для молодых научных работников, раскрывая перед ними логику развития исследований и приучая к критическому мышлению.

В книге две части. Небольшая первая часть, по мнению автора, является как бы подсобной, необходимой главным образом для понимания дальнейшего материала. В ней приводятся данные об организации ассимиляционной системы листа — о структуре листа и хлоропласта, о пигментах, а также рассматривается вопрос о поступлении углекислоты к местам ее восстановления.

В первой главе разбираются схемы строения мембран, хлоропластов. Автор не ограничивается одной более признанной схемой, а приводит несколько схем — Фрей-Висслинга, Ходжа, Паркера и Пона, т. е. отражает все основные мнения по этому вопросу. Кроме того, объясняется предложенная Хеслопом-Харрисоном схема пространственной организации ламелл стромы и тилакоидов. Иллюстрации очень удачно подобраны, прекрасно выполнены и хорошо объяснены.

При описании пигментов пластид основное внимание уделено их физической характеристике — оптическим свойствам *in vivo* и *in vitro*. Приведено много данных о спектрах поглощения и флуоресценции. Подчеркнуты трудности интерпретации полученных *in vivo* (на листе) спектров и показаны причины этих трудностей: большой набор в листе пигментов с перекрывающимися оптическими характеристиками, смещение максимумов поглощения у индивидуальных пигментов

в листе по сравнению с положением максимумов *in vitro*, селективное рассеяние света листом и т. д. Несколько абзацев посвящены механизму транспорта энергии в молекулах пигментов, и эти чисто физические вопросы изложены в доступной биологу форме. Схемы и электронномикроскопические фотографии хлоропластов и их частей многочисленны и отличаются высоким качеством. Все это делает первую главу книги цельным и ценным вполне современным обзором.

Во второй главе (часть 1) разобраны вопросы диффузии углекислоты из окружающей растение среды к местам ее восстановления. На эту сторону физики фотосинтеза большинство физиологов растений обращает недостаточное внимание. Ее подробное освещение представляет одну из положительных сторон книги Хита. Автор рассматривает, какие факторы определяют поступление углекислоты к хлоропластам. Скорость диффузии углекислоты к листу обуславливается прежде всего сопротивлением окружающей лист среды передвижению молекул CO_2 . Этот первый фактор автор называет сопротивлением среды — R_{ext} . Величина R_{ext} зависит прежде всего от того, какова внешняя среда растения — воздух это или вода. Как известно, скорость диффузии CO_2 в воде равна 10^{-4} скорости в воздухе; поэтому R_{ext} водной среды в 10 000 раз больше, чем R_{ext} воздуха. Но даже в воздухе, при полном отсутствии ветра, R_{ext} играет весьма существенную роль в сумме всех сопротивлений диффузии CO_2 к хлоропласту. Эта сумма складывается из R_{ext} , из сопротивлений устьиц, внутрилистовой воздушной среды, внутриклеточной водной среды и из «химического сопротивления» фотохимической системы. Автор показывает, как можно вычислить R_{ext} , исходя из величин, характеризующих диффузионный поток: поперечного сечения потока, длины его пути, разницы парциального давления в начале и в конце этого пути и коэффициента диффузии исследуемого вещества. Далее рассматриваются законы диффузии газа через отверстия малого диаметра и приложения этих законов к устьицам и листу. Дано математическое выражение сопротивления, оказываемого устьицами диффузии CO_2 . Далее анализируются связи различных факторов сопротивления. Показано и иллюстрировано данными специальной таблицы, как незначительная при неподвижном воздухе роль устьиц в регуляции поступления CO_2 в лист резко усиливается при малейшем ветре т. е. при движении воздуха. Интересно, что общее сопротивление диффузии CO_2 примерно одинаково как при полностью раскрытых устьицах и неподвижном воздухе, так и при устьицах на $1/3$ закрытых, но при ветре. 1-я часть главы представляет интерес не только для исследователей фотосинтеза, но и для специалистов по водному режиму. Менее приятно читать те страницы, где автор пытается вычислить интенсивность фотосинтеза на основании цифровых значений всех факторов сопротивления диффузии CO_2 к хлоропласту. Большое число более или менее произвольных допущений и неизбежное при переходе к модели упрощенные системы уменьшают уверенность читателя в объективной ценности таких расчетов. Сам автор считает эти вычисления полезными, поскольку они заставляют думать о физической стороне регуляции фотосинтеза.

В конце второй главы приведен интересный материал вариабельности расположения числа и размера устьиц и других характеристик, влияющих на диффузию CO_2 к хлоропластам у одного листа, у разных листьев и у разных растений. В этой главе, как и в предыдущих, хороши схемы диффузионных путей CO_2 через отверстия разного размера и устьица и фотографии среза листа и устьиц.

Вторая часть книги («Физиология фотосинтеза») начинается с большой 3-й главы, посвященной методам измерения фотосинтеза и света. Описанию методов автор, вопреки традициям, отводит большую часть своей монографии. Прежде чем излагать принципы и особенности отдельных методов дано определение чувствительности и точности метода. Разграничение этих характеристик методов действительно необходимо, так как до сих пор фитофизиологи нередко смешивают их, а подчас и неправильно используют в работах. Рассмотрен также вопрос о правомочности введения в измеряемую величину фотосинтеза поправки на дыхание. Посвящая взаимосвязи фотосинтеза и дыхания одну из последующих глав книги, автор ограничивается здесь очень кратким изложением работ с O^{18} Брауна и Брауна и Вейса, которые он считает основополагающими исследованиями в этой области. Сделан вывод, что при изучении связи фотосинтеза и роста или фотосинтеза и продуктивности растения достаточны прямые измерения количества поглощенной листом углекислоты, т. е. интенсивности видимого фотосинтеза. Если же исследователя интересует фотосинтез как таковой, то удовлетворительное приближение к его действительной величине обеспечивают измерения количества выделенного кислорода.

В главе дана классификация и изложены принципы основных методов измерения газообмена и продукции сухой массы при фотосинтезе. Классификация построена на измеряемых компонентах реакции фотосинтеза и физических принципах, служащих основой измерений. Приведены очень хорошие схемы открытой, полуоткрытой и замкнутой систем тока воздуха в установках для измерения фотосинтеза. В описаниях методов кратко указаны их преимущества и недостатки, а также целевое назначение. Несколько неожиданно, что методу счета пузырьков отводится столько же места, как и методу полярнографического измерения кислорода, хотя первый метод теперь оценивается только как качественный, удобный для демонстрационных целей, а второй является одним из новых и перспективных способов измерения количества кислорода фотосинтеза. Непонятно также, почему

не описан метод, основанный на изменении магнитной восприимчивости воздуха в зависимости от содержания в нем кислорода. Этот принцип лежит в основе таких современных приборов, как «Магнос», который успешно используется при изучении фотосинтеза начиная с 1950 года; в последнее время в усовершенствованном и несколько измененном виде под названием OXYGOR этот прибор применяется в исследованиях по связи фотосинтеза и дыхания. Остальные методы и их особенности описаны в книге с той степенью подробности, которая соответствует их сложности и значению.

В этой же главе описаны способы измерения освещенности фотосинтезирующих систем. Автор рассматривает приборы (интегрирующий фотометр, селеновый фотоэлемент) и условия их применения, а также теорию измерения света и трудности этих измерений. Хорошо показано, что если результаты определений освещенности фотосинтезирующей системы при работе с суспензией водорослей или хлоропластов еще имеют достаточную степень приближения к истинной величине, то при работе с листом и особенно с целым растением или биоценозом (посевом) они весьма относительно соответствуют истине.

Во всех последующих разделах книги, которые посвящены физиологии фотосинтеза, Хит справедливо указывает, что факторы, влияющие на растение, нельзя рассматривать изолированно. Изложению данных о влиянии света, температуры и других факторов на фотосинтез предшествует 4-я глава, посвященная принципам факториального анализа и истории формирования этих принципов.

Излагая классические работы Блэкмана и Маскела, Хит обращает внимание на то, что последователи Блэкмана сначала приняли как закон его представления об ограничивающих факторах, а потом резко критиковали эти представления, забыв о предупреждении Блэкмана, что необходимо помнить о всех сопряженно действующих факторах. Благородную попытку показать, что представления Блэкмана не были столь узкими, как их потом изображали, Хит продолжает и далее, показывая на данных Маскела, в каком случае при изменениях концентрации углекислоты и света могут быть получены семейства кривых, подобных описанным Блэкманом.

Свой экскурс в историю развития представлений о взаимодействии факторов автор использует, чтобы показать, что в природе ни один внешний или внутренний фактор не влияет на фотосинтез изолированно. Исходя из этого, он указывает, что классический подход к факториальному анализу, заключающийся в изменении напряженности одного фактора при искусственном поддержании постоянства остальных, представляет лишь весьма относительный практический и научный интерес. Необходимо, по мнению Хита, продолжать путь, уже намеченный Маскелом, т. е. рассматривать взаимосвязанные влияния на фотосинтез одновременно нескольких факторов. Остальные главы книги (пятая—восьмая) так и построены: в них автор анализирует воздействия пар факторов, включая и внутренние, такие как дыхательный газообмен и степень открытости устьиц.

Глава пятая носит название «Дыхание на свету и связанные с этим вопросы». Анализ действия сопряженных факторов начинается с одного из самых трудных вопросов современной фитофизиологии — взаимосвязи фотосинтеза и дыхания. Выбор этого вопроса объясняется научными интересами Хита. Он хорошо показывает, как проблема взаимосвязи фотосинтеза и дыхания ставится чисто экологическими работами, посвященными определению минимальной концентрации углекислоты, при которой фотосинтез равен нулю. Действительно, одним из истоков проблемы связи фотосинтеза и дыхания является вопрос о сущности углекислотного компенсационного пункта. Конечно, автор не дает окончательной трактовки характера этой связи, он лишь излагает результаты всех посвященных ей исследований, классифицируя их по типу экспериментального подхода.

Хронологически первый подход, который поставил вопросы, но еще не решал их, — это измерение углекислотного компенсационного пункта или величины гамма Г, как автор называет тот минимум концентрации углекислоты, который устанавливается в замкнутой системе с листом при освещении. Здесь рассмотрены работы Габриельсена, Эгле и Шенка, Гаастра и собственные исследования автора, в которых измеряется величина Г при разных условиях и ее соотношение (равенство?) с концентрацией углекислоты внутри листа. Показано, что Г различно у разных листьев, и у ряда видов растений, по новейшим данным, может достигать нуля.

Затем подробно описывается эффект Кока, т. е. изменение угла наклона световой кривой фотосинтеза в области пересечения ею оси абсцисс. Подчеркивается весьма относительная воспроизводимость эффекта Кока и возможность его объяснения даже чисто методическими причинами. Значение этого эффекта для проблемы связи фотосинтеза и дыхания, по мнению автора, пока весьма относительно, и необходимо прежде всего уточнить условия, в которых он проявляется.

Заслуженное внимание уделено автором работам с меченым углеродом и кислородом, особенно масспектрометрическим исследованиям, где используются O^{16} и O^{18} наряду с $C^{12}O_2$ и $C^{14}O_2$. Полученные данные о стимуляции дыхательного поглощения кислорода и подавлении выделения CO_2 в процессе дыхания на сильном свету Хит считает основополагающими во всей проблеме взаимосвязи фотосинтеза и дыхания.

В связи с этим необходимо отметить, что эти работы, как показал В. Л. Вознесенский (Физиология растений, 1966, т. 13, вып. 2: 216—225), содержат ошибку в расчетах, существенно изменяющую результаты проведенных масспектрометри-

ческих измерений. До сих пор эта ошибка, к сожалению, не замечена другими исследователями, включая и Хита, а работу Вознесенского он не знает.

Далее Хит приводит исследования, в которых по выделению CO_2 показано, что свет интенсифицирует дыхание. Это изучение углекислотной кривой фотосинтеза, включая тот ее отрезок, который лежит ниже компенсационного пункта, изучение выброса CO_2 при выключении света и влияния содержания кислорода в среде на концентрацию CO_2 (величину Γ), устанавливающуюся в замкнутом пространстве с листом. Окончательного вывода о том, как влияет фотосинтез на дыхание, автор не делает. Не освещает он и механизма дыхания на свету и в темноте и лишь указывает, что «световое дыхание» принципиально отлично от нормального митохондриального дыхания в темноте. Автор четко выделяет те черты проводимых исследований, которые не позволяют считать, что наблюдаемые в эксперименте составляющие газообмена на свету те же, что и в естественных условиях произрастания растений. Действительно большинство данных, включая масспектрометрические, получено в условиях, резко отличающихся от естественных: при низкой концентрации кислорода или при низком содержании углекислоты. Автор подчеркивает желательность всестороннего изучения влияния света на дыхательный газообмен не в кратковременных опытах с измерением фотосинтеза, а в длительных экспериментах, связанных с изменением продуктивности растения. С этим нельзя не согласиться.

Далее следуют три коротких главы, посвященные водному и температурному факторам и изменениям содержания хлорофилла в зависимости от интенсивности света. Придерживаясь принятого им метода анализа влияния одновременно двух факторов, автор рассматривает воздействие на фотосинтез изменений в содержании воды в листе в тесной связи с изменением степени открытости устьиц. Хорошо показано, как сложно выявить зависимость фотосинтеза именно от содержания воды в клетках, когда на изменения водного режима прежде всего реагируют устьица, изменяя степень зияния.

В своих работах автор использовал искусственное снижение содержания воды путем воздействия разных концентраций манитолла и определял не интенсивность фотосинтеза, а величину Γ («углекислотный компенсационный пункт»). При этом существенное значение приобретает дыхание и его изменения под влиянием пониженного содержания воды в листе. Показано, что Γ резко возрастает при обезвоживании ткани под воздействием раствора манитолла. Исследования Хита подтверждают наличие явления Бриллиант, т. е. стимуляции фотосинтеза при некоторой небольшой потере воды листьями.

Главу седьмую — «Свет, температура и компенсационный пункт» — автор начинает с работ Блэкмана, излагает его взгляды на зависимость фотосинтеза от температуры, описывает предложенный им прием экстраполяции кривых и характеризует роль временного фактора (Zeitfactor). Все позитивные предложения Блэкмана Хит принимает и описывает основные черты температурной зависимости фотосинтеза на основе кривых Блэкмана. Он делает попытку выразить эту зависимость математически и разбирает работу Маскела, который пытался осуществить это ранее. Однако Хит подчеркивает, что даже тогда, когда экспериментальные данные соответствуют тому или иному уравнению, научную ценность этих уравнений нельзя переоценивать. Их надо рассматривать, по мнению Хита, как неудавшиеся опровержение гипотезы о механизме действия изучаемого фактора на фотосинтез, которая легла в основу уравнения, а не как подтверждение этой гипотезы. Следуя принятому принципу многофакторного анализа, Хит рассматривает далее совместное влияние на фотосинтез света и температуры. Это делается путем выявления зависимости от температуры светового компенсационного пункта, а затем величины Γ . В качестве показателей, характеризующих совместное действие температуры, света и концентрации углекислоты, Хит предлагает использовать компенсационные пункты — световой, определяя его при концентрации углекислоты в 300 ррп, и углекислотный, определенный при освещенности, равной 10 000 люксов. Таким образом, проведение многофакторного анализа изменений фотосинтеза вызывает необходимость ввести новые показатели, что и делает автор.

Эта глава интересна и тем, что в ней приводится ряд данных об освещенности в глубине кроны одних и тех же видов древесных растений, произрастающих на разных широтах, и о ростовых реакциях на затенение. Кроме того, в ней содержатся сведения об условиях произрастания растений в оранжереях, где изменения компенсационного пункта зимой очень часто имеют решающее значение в жизни растений.

Восьмая глава посвящена вопросам поглощения света. Короткое методическое введение начинается с разбора работ Хебера и Хаберланда, считавших, что интенсивность фотосинтеза пропорциональна количеству хлорофилла в листе. Дальнейшее изложение основано на работах Вильштеттера и Штоля и их последователей. Рассмотрев пять направлений их исследований, имевших целью выяснение связи фотосинтеза с содержанием хлорофилла, Хит делает вывод, что сопоставление разных видов растений нецелесообразно. По его мнению, лучше сравнивать содержание хлорофилла и интенсивность фотосинтеза у растений разного возраста или выращенных при различном минеральном питании, так как при этом будет меньше влияние факторов, сопровождающих изменения содержания хлорофилла. Поэтому далее основное внимание Хит уделяет работам Ирвинга, Бриггса, Смита и Эмерсона. По их данным, он прослеживает, как влияет изменение содержания хлоро-

филла на поглощение света листом. Он делает вывод, что для выявления связей этих величин надо проводить опыты при насыщающей интенсивности освещения.

Опыты с растениями разного возраста и с выращиванием растений при различном минеральном питании вновь приводят автора к выводу об отсутствии прямой связи между интенсивностью фотосинтеза и содержанием хлорофилла.

В девятой главе автор разворачивает сложную, но увлекательную картину, показывающую, как исследования влияния длительности освещения и качества света через целую цепь гипотез и проверочных опытов привели к представлению о темновых и световых реакциях фотосинтеза и об участии в фотосинтезе двух пигментных систем. От работ Брауна и Эскомба и Блэкмана в начале века к опытам Эмерсона и его сотрудников в 30-е и 50-е годы проходит ряд физиологических исследований, которые вызвали к жизни физико-химические и биохимические гипотезы, легшие в основу современных представлений о механизме фотосинтеза. Такие факты, как снижение чистого фотосинтеза при прерывистом освещении по мере увеличения доли освещенного периода в общей длительности экспозиции; постепенное увеличение выхода O_2 в расчете на одну вспышку света при увеличении длительности темнового периода; зависимость формы кривой изменения квантового выхода от длины волны при изменении условий выращивания растения и, наконец, эффект Эмерсона стали основой всех современных представлений о фотосинтезе как совокупности нескольких темновых и световых реакций.

Специальный раздел главы посвящен представлению о фотосинтетической единице. Показано, как опять же на основе чисто физиологических опытов, проведенных Эмерсоном, возникло представление о фотосинтетической единице. Рассмотрены современные подходы к вопросу о фотосинтетической единице — дробление хлоропластов до минимальной способной к фотосинтезу частицы; применение ядов с расчетом минимальной блокирующей фотосинтез концентрации на моль хлорофилла; исследование соотношения количества переносчиков электронов и количества хлорофилла в хлоропластах. Кроме того, автор оценивает как перспективный сравнительно-физиологический подход: поиски наименьшего по размеру хроматофора у фотосинтезирующих бактерий и определение содержания в них хлорофилла.

Далее излагаются идеи и гипотезы строения и взаимного расположения компонентов фотосинтетической единицы.

Десятую главу можно считать заключением. В ней рассматривается, что может внести физиолог в познание жизни растений, если он прежде всего ботаник и лишь немного знает биохимию, физику и математику. По мнению автора, задача физиолога — изучать реакцию целого растения на различные воздействия внешней среды, включая и необычные или неестественные по их напряженности и сочетаниям. В этих исследованиях Хит подчеркивает необходимость изучать прежде всего последствие факторов — длительное и кратковременное, затем проводить многофакторный анализ при широком диапазоне изменений напряженности каждого из факторов в изучаемом комплексе. Далее цель физиолога, по мнению Хита, — изучение реакций резкоконтрастных по какому-нибудь признаку видов растений на связанные с этим признаком влияния.

Таковы основные черты книги. Из приведенного разбора видно, что она не содержит материалов по биохимии фотосинтеза; автор уделяет основное внимание физическим аспектам проблемы фотосинтеза. Выбранные из большой проблемы фотосинтеза вопросы рассмотрены им тщательно и критически. Через всю книгу проводится мысль о необходимости учитывать физику газообмена и влияние дыхания на фотосинтез, которые определяют углекислотный компенсационный пункт.

Книга Хита содержит хороший, логически построенный обзор ряда основных и труднейших вопросов фотосинтеза.

Недостатком этого обзора является отсутствие ссылок на работы, проведенные в Советском Союзе. Автор не знает ни современных исследований, которые во многом дополняют разбираемые в книге вопросы, ни старых работ, проводившихся в России. Неизвестны ему и во многом оригинальные пути развития исследований фотосинтеза в России. Он не упоминает имен В. Н. Любименко и А. А. Рихтера, В. А. Чеснокова и А. А. Ничипоровича, не цитирует новейшие исследования связи фотосинтеза с дыханием, с изменениями содержания воды в клетках, с освещенностью и т. д. По-видимому, неизвестны автору и работы чешских физиологов, детально разрабатывавших в последние годы вопросы связи фотосинтеза с водным режимом растений. Тем не менее проведенный Хитом анализ большого числа экспериментальных исследований заслуживает большого внимания фитофизиологов. Значение его книги заключается также в том, что она относится к новому этапу изучения физиологии фотосинтеза и своим содержанием утверждает этот этап, для которого характерны многофакторный анализ зависимости фотосинтеза от внешней среды и использование математических методов для этого анализа. Кроме того, книга подчеркивает значение физики газообмена для фотосинтеза, что тоже является заслугой автора. Из сказанного следует, что труд Хита представляет большой научный интерес и его следовало бы перевести на русский язык, чтобы сделать доступным более широкому кругу физиологов.

О. А. Семизатова.

В. Д. Александрова. Классификация растительности. Обзор принципов классификации и классификационных систем в разных геоботанических школах. Изд. «Наука», Л., 1969 : 1—274.

V. V. MASING AND H. H. TRASS. V. D. ALEKSANDROVA.
CLASSIFICATION OF VEGETATION. PRINCIPLES OF CLASSIFICATION
AND CLASSIFICATION SYSTEMS OF VARIOUS PHYTOCOENOLOGICAL
SCHOOLS. 1969

Возникновение большого числа отдельных школ и направлений — одна из характерных черт в развитии многих естественных наук. Это зависит, очевидно, от нескольких причин, но одной, наиболее существенной из них, является разнообразие самого изучаемого природного объекта. Растительный покров — сложный компонент биосферы, и поэтому неудивительно, что именно геоботаника, наука о растительном покрове, дифференцировалась особенно сильно на различные течения, применяющие разные подходы, методы изучения и способы обобщения.

Далее следует учесть, что геоботаники разных стран не только изучают по-разному различные формы и особенности растительного покрова, но и выражают свои результаты на разных языках, часто используя самые различные шкалы и критерии, народные названия растительных группировок и местные классификации. Поэтому в геоботанике особенно резко ощущается необходимость в работах, обобщающих опыт отдельных школ и дающих обзор состояния работ во многих странах, их уровня и значения.

Одной из центральных проблем геоботаники считается проблема классификации растительности. Этой проблеме посвящено уже немало работ и, как справедливо отмечает автор рецензируемой книги, «нет такой проблемы в геоботанике, которая породила бы столь большое число дискуссий...» (стр. 5). Поэтому любой геоботаник с живым интересом встречает обобщающий труд по этой проблеме. Правда, в последнее десятилетие уже появились некоторые обзоры, среди которых особенно выделяется труд американского эколога Уиттекера (Whittaker, 1962), но, к сожалению, в этой обстоятельной сводке многогранная советская геоботаника не нашла достаточно полного отражения.

Капитальная книга В. Д. Александровой отличается от всех предыдущих работ, посвященных этой проблеме, рядом положительных моментов. В первую очередь следует отметить полноту и ширину охвата проблемы. Автор проанализировал все существенные аспекты проблемы классификации, охватив в своем изложении все основные направления и традиции современной геоботаники. Характерной чертой этого труда является глубина трактовки и тактичное отношение как к предшественникам, так и к современникам.

Книга начинается с общего рассмотрения проблемы — «Что такое классификация». В ней впервые для нашей геоботанической литературы дается логическое обоснование методов классификации. Хотя над вопросами классификации работало уже несколько поколений геоботаников, удивительно, что логические основы классификационных построений до сих пор почти не интересовали классификаторов. Обычно классическая схема перархической классификации переносилась из систематики видов в систематику фитоценозов, и даже возможность другого рода логических схем долгое время просто не приходила никому в голову.

По поводу этой главы можно сделать только несколько мелких замечаний.

Автор называет систематикой (стр. 8) частный, наиболее сложный случай классификации; это непривычно, так как в советской биологии систематикой принято называть учение о построении системы, т. е. теорию классификации. Это связано, видимо, с тем, что слово «классификация» имеет на русском языке два значения: 1) деление на классы, классифицирование, и 2) результат этого действия, предлагаемая система.

После рассмотрения дедуктивного и индуктивного методов (стр. 9) читатель ожидает общего вывода. Здесь явно не хватает предложения об их синтезе, об единстве этих методов в процессе классификации. Автор не делает такого обобщения, так как считает более результативным индуктивный путь, являющийся, как сказано на стр. 128, «залогом высокой научной надежности результатов».

Если принять вместе с Д. Л. Армандом и многими другими географами понятие «индивидуальное районирование» (стр. 6), то логично говорить об индивидуальных чертах единиц, и территориальную единицу, полученную путем такой операции, называть индивидуальным районом. С этой точки зрения цитата, приведенная из работы И. К. Пачоского (стр. 10—11), не является убедительной. Конечно, мы можем не использовать слово «индивид» применительно к ценозам, так как оно наталкивает на мысль об индивидуальности организменного уровня. Однако отрицать индивидуальные черты ценологических единиц никак нельзя, и чем крупнее они в региональном отношении, тем большее значение имеет их индивидуальность. Индивидуальные черты какого-либо растительного сообщества обычно не интересуют исследователя, но это не значит, что их нет.

Вторая глава дает представление о проблеме непрерывности растительного покрова, привлекающей в последние годы особое внимание. Здесь можно сделать

только одно замечание. Борьба между сторонниками непрерывности и дискретности растительного покрова началась позже, чем указано у автора. Так, Дю-Рие в своей фундаментальной работе 1921 года, приводя «обильный и тщательно собранный фактический материал», не считал вообще возможным существование где-либо плавных переходов между сообществами. Резкое столкновение взглядов индивидуалистического и фитоценологического направлений произошло в 30-х годах и снова вспыхнуло в 50-х.

В третьей, короткой главе рассматривается проблема относительности растительного континуума. В. Д. Александрова приходит к заключению, что в растительном покрове (непрерывном по своей природе, как отмечает автор) встречаются разного размера однотипные участки, которые и являются основанием для выделения ценоотических единиц. Автор не останавливается на вопросах, связанных с существованием в растительности многочисленных промежуточных группировок, вызывающих при выделении ценоотических единиц так много затруднений и разногласий.

Целый ряд принципиальных проблем поднимает следующая, четвертая, глава «Выделение в растительном покрове фитоценоотических единиц». Здесь дается деление единиц растительного покрова (в основном по критериям Гамса) на синэкологические и территориальные. К числу первых относит автор ценоотейки (В. С. Ипатова) и синузии. Нам кажется, что примеров таких единиц могло бы быть и больше; но присоединение к этой группе комбинаций видовых популяций, соответствующих определенным градиентам факторов среды (population patterns Уиттекера), никак не оправдано, так как последние вовсе не являются единицами геоботанической классификации. Также спорно включение в этот ряд ценоотейки, конкретного фитосоциального явления, вряд ли являющейся вообще единицей классификации. Звучит слишком категорично и утверждение, что «ценоотейка является наиболее мелким, далее неделимым фитоценоотическим элементом растительного покрова» (стр. 24), так как не приведены критерии делимости мелких ценоотических единиц. Можно же представить себе, что эта «молекула растительного покрова» состоит из «атомов» более низкого уровня организации.

Что касается взглядов Т. Липпмаа, то его синузии не являются чисто синэкологическими; так, например, в его работе 1938 года говорится о территориальных синузидальных единицах.

К числу территориальных единиц автор относит микрогруппировки, фитоценозы и комбинации (в смысле Т. И. Исаченко). При чтении этой части книги создается впечатление, что автор недостаточно четко разграничивает объекты геоботанического изучения и соответствующие единицы их классификации. Так, например, микрогруппировка обычно считается объектом изучения структуры фитоценоза, а не обобщенной единицей классификации соответствующих структурных отдельностей.

Рассматривая трактовку понятия «фитоценоз» у разных исследователей, автор не высказывает полностью своего мнения. Порой (смотрите, например, подстрочное замечание на стр. 28) создается даже впечатление, что В. Д. Александрова трактует это понятие в самом широком смысле, включая сюда и синэкологические категории, рассмотренные выше (ценоотейки, синузии и пр.).

Следующие главы посвящены становлению и развитию основных направлений в классификации растительных сообществ. Материал разделен на главы следующим образом: ранняя история классификации, далее три группы региональных школ, современные физиономические направления, и, наконец, различные группы советских геоботаников. Такое деление материала является вполне правомочным и дает достаточно полную картину развития методов и теории классификации растительности в разных странах.

Рассматривая раннюю историю, следовало бы упомянуть работы исследователей горной растительности (Халлер, Соссюр, Турнефор), которые подошли вплотную к проблеме выделения крупных геоботанических единиц (вертикальных поясов), повторяющихся более или менее однотипно в разных горных странах. Вместе с тем вряд ли целесообразно считать Х. Поста (одного из основоположников скандинавского направления) представителем самого раннего этапа истории нашей науки, так как этот этап — период работ Линнея, Гумбольдта и др.

В характеристике скандинавской школы чувствуется некоторый либерализм в отношении исследователей, например К. Каандера, труды которых неоднократно подвергались справедливой критике (в том числе и в работах советских геоботаников и лесоведов). Между прочим, влияние скандинавских школ (характеризуемое автором девятью пунктами на стр. 60) на прибалтийцев явно преувеличено; по крайней мере учение Дю-Рие мало повлияло на теоретические взгляды эстонских геоботаников. Так, например, Т. Липпмаа оспаривал «выделение основной классификационной единицы на основе доминантов», отрицал также представление о маленьком объеме основной таксономической единицы, не приняв способа классификации исключительно по признакам самой растительности и т. д. Даже метод синузид, общий для Дю-Рие и Липпмаа, получил у этих ученых, применяющих более или менее одинаковую терминологию, по существу различную трактовку.

Много внимания автор уделяет методам и теории классификации растительности по Браун-Бланке; дается описание всей процедуры обработки полевых материалов. Хорошо, что советский читатель, наконец, может на русском языке ознакомиться с этой методикой, но вряд ли целесообразно давать обстоятельные ме-

тодические указания именно в этой книге теоретического характера. С другой стороны, недостаточно внимания уделено сложным вопросам достоверного выделения **разных типов** характерных видов, т. е. вопросам, являющимся ключевыми при распространении методов Браун-Бланке на изучение растительности стран, флористически и экологически менее изученных.

В книге дается сжатая характеристика учения Клементса и приводятся аналогичные понятия, принятые другими (в том числе и советскими) школами для отражения в классификации динамики растительности.

В главе о современных физиономических классификациях приводится, между прочим, перевод новейшей классификации Элленберга и Домбуа, которые претендуют на использование ее во всемирном масштабе в качестве основы для легенды мировой карты растительности.

Как и следует ожидать, наиболее полно и глубоко разбираются в книге течения русской и советской геоботаники. Можно, конечно, дискутировать о подборе конкретных примеров классификаций (особенно это касается новейших схем, еще не проверенных на более или менее обширном материале); но нет сомнения, что основные направления и тенденции в советской геоботанике автором отражены хорошо. Учитывая обстоятельное изложение методов Браун-Бланке, видимо, было бы целесообразно более подробное изложение критериев выделения ассоциаций у советских геоботаников. У читателя, особенно зарубежного, представление о ходе мыслей советских исследователей может оказаться недостаточно ясным и определенным.

Две последние главы носят опять-таки общий, методико-теоретический характер. Автор с большим знанием дела дает краткий, но содержательный обзор возможностей применения математических методов при классификации растительности. На современном уровне развития рассматриваемых проблем применение точных статистических методов еще не всегда оправдывается, так как соответствующие разделы биометрии (биоценометрия, по Т. Э.-А. Фрею) еще слабо разработаны. Но перспективность этого направления уже не вызывает так много сомнений, как еще лет 10 тому назад.

В последней главе В. Д. Александрова касается проблемы естественности классификационных построений в геоботанике. Она приходит к выводу, что все рассмотренные классификации в какой-то мере правомерны и обоснованы. Из этого автор делает заключение, что естественных классификаций может быть целый ряд и что ценность классификации зависит от степени ее естественности, от того, в какой мере выбранные признаки отражают существенные черты объекта, а таких черт в рассматриваемых «системах большой сложности» может быть немало.

Прочитав настоящую книгу, многие читатели могут прийти (как и нижеподписавшиеся) к «дуалистическому» выводу. Нет сомнения, книга написана интересно, на высоком теоретическом уровне. Создается впечатление удовлетворенности. Однако, отложив книгу, задумываешься и над дальнейшей перспективой нашей науки. В самом деле, Quo vadit — куда идет, геоботаника? Ведь сколько говорится и пишется о непрерывности растительности, а на деле применяются все те же методы, исходящие из признания почти универсальной дискретности классифицируемых объектов. Мы говорим о новых логико-математических основах, а придерживаемся все той же линнеевской иерархии таксонов. Новые основы, о которых так хорошо сказано и в этой книге, явно не подходят огромному зданию геоботаники, построенному десятилетиями. Как быть дальше: строить новый фундамент или достраивать имеющееся здание?

Время и развитие науки покажут, в какой мере геоботаника будет обновлена. Но нет сомнения, что данная книга В. Д. Александровой сыграет в этом деле свою немаловажную положительную роль.

В. В. Мазинг, Х. Х. Трасс.

Тартуский государственный университет.

(Получено 16 IX 1970).

Биокомплексные исследования в Казахстане. Часть первая. Растительные сообщества и животное население степей и пустынь Центрального Казахстана. Отв. редакторы Л. В. Арнольди и А. А. Юнатов. Изд. «Наука», Л., 1969, 496 стр. Часть вторая. Биокомплексная характеристика основных ценозообразователей растительного покрова Центрального Казахстана. Отв. редакторы А. А. Юнатов и Е. М. Лавренко. Изд. «Наука», Л., 1969, 336 стр.

T. A. RABOTNOV. BIOCOPLEX INVESTIGATIONS IN KAZAKHSTAN.
PART I. PLANT AND ANIMAL COMMUNITIES OF THE CENTRAL
KAZAKHSTAN STEPPE AND DESERT. EDITORS-IN-CHIEF DR. L. V. ARNOLDI
AND DR. A. A. YUNATOV. 1969. PART II. BIOCOPLEX CHARACTERISTICS
OF THE MAIN COENOSE—FORMING PLANTS IN THE VEGETATION
OF CENTRAL KAZAKHSTAN. EDITORS-IN-CHIEF A. A. YUNATOV
AND E. M. LAVRENKO. 1969

В 1957—1962 гг. по инициативе Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР и Зоологического института АН СССР с участием других научных учреждений были проведены обширные комплексные зоолого-ботанические исследования в Центральном Казахстане. В работе приняло участие не менее 100 человек, изучена территория около 30 000 км², относящаяся к юго-западной части центрально-казахстанского мелкосопочника и отчасти к восточной окраине Туранской низменности. Исследованиями охвачены значительные территории сухостепной и пустынно-степной полос и пустынной области Центрального Казахстана (в пределах южной части Целинного края и Карагандинской обл.).

Для проведенных исследований характерны: 1) комплексность — совместно с ботаниками (включая экологов, микологов, альгологов и микробиологов) работали зоологи (преимущественно энтомологи); привлечь к комплексным исследованиям почвоведов и климатологов не удалось, но соответствующие наблюдения проводились ботаниками; 2) сочетание методов маршрутного исследования и изучения ключевых участков (включая картирование) с наблюдениями в течение ряда лет на стационарах; 3) углубленное изучение основных ценозообразователей, проводившееся на базе представления о консорциях, что обеспечило успешное участие в этой работе не только ботаников, но и зоологов.

Проведенные исследования характеризуют новый, очень важный этап в развитии региональных биологических исследований. По широте охвата территории и глубине изучения отдельных ценозообразователей выполненная работа не имеет равных в нашей стране и, насколько нам известно, за рубежом.

В первой части рассматриваемого издания даны общая характеристика природных условий всей изученной территории, геоботаническое и зоогеографическое (основанное на изучении энтомофауны) районирование, описание растительности и энтомофауны сухостепной и пустынно-степной подзон и пустынной зоны Центрального Казахстана и геоботаническая характеристика территории сухостепного, пустынно-степного и пустынного стационаров (для них помещены детальные геоботанические карты без указания масштаба). Два раздела книги посвящены составу и анализу флоры и фауны стационаров. В особые главы выделены цветковые и папоротники, лишайники, мхи, почвенные водоросли, микробные сингузии, почвенные и ризосфернокорневые микроскопические грибы. В книге приведен огромный, очень интересный фактический материал, в ней также имеются соображения и выводы общего значения. Отметим, в частности, очень важное и, на наш взгляд, справедливое положение, что «при разграничении провинций и подпровинций... необходимо принимать во внимание не только особенности растительности плакорных местообитаний, ... но и внеплакорную растительность...» (стр. 18). Интересен вывод Л. В. Арнольди, что «схемы подразделения изученной территории, основанные на ботанико-географических данных, оказываются вполне приложимыми и для ее зоогеографического подразделения» (стр. 31).

Очень отраднo, что при флористических исследованиях изучались все группы растений (включая грибы, водоросли, бактерии), неясно лишь, насколько полно изучался флористический состав при геоботанических исследованиях. Проводя их, во всяком случае на стационарах, следует, по возможности, включать в геоботанические описания не только цветковые растения, высшие споровые, мхи и лишайники, но также и грибы и водоросли.

Большое принципиальное значение имеют результаты биокомплексных исследований основных ценозообразователей, изложенные во второй части рецензируемого издания. В этой книге дана разносторонняя характеристика 17 видов (11 степных и 6 пустынных), имеющих особенно большое значение в формировании сухостепных, пустынно-степных и пустынных фитоценозов Центрального Казахстана. Очень ценно, что изучение, а также изложение результатов исследований проведены по единой программе и что в ее осуществлении приняли участие и ботаники различных специальностей и зоологи. Каждый вид охарактеризован в отношении ареала, фитоценологии, биоморфологии (сезонное развитие, разнородная изменчивость, цветение, опыление, эмбриология, семенная продуктивность, распространение зачатков, большой жизненный цикл), экологической физиологии

(фотосинтез, водный режим), продуктивности наземной массы, химического состава, хозяйственных свойств, консортивных связей. В заключение дается краткая характеристика экобиоморфы.

Никто в нашей стране и, вероятно, за рубежом не изучал такого числа видов и так разносторонне, как это выполнено коллективом сотрудников, участвовавших в биоморфных исследованиях в Центральном Казахстане. В частности, никто так разносторонне не изучал консортивные связи растений с почвенными бактериями, актиномицетами, почвенными микроскопическими грибами, с головневыми, ржавчинными грибами, эпифитными лишайниками и цветковыми паразитами, с насекомыми.

Представление о консорциях введено в биоценологию В. Н. Беклемишевым и Л. Г. Раменским. По теории консорций опубликован ряд работ, в том числе статьи редакторов рецензируемого издания Л. В. Арнольди и Е. М. Лавренко. Однако некоторые зоологи и ботаники считают ненужным загромождать биоценологию новым понятием, по их мнению не имеющим значения для изучения биоценозов. Эта точка зрения, возможно, связана с малой изученностью консорций, с отсутствием соответствующего фактического материала. Поэтому огромный и очень интересный фактический материал о флористическом и фаунистическом составе консортов многих видов растений, собранный в Центральном Казахстане, представляет большую ценность.

В книге содержится очень большой оригинальный фактический материал по биоморфологии и экологии изученных растений. Проведенные наблюдения вскрыли много нового. Интересны, например, случаи «выпираания» из почвы молодых растений ковыля Лессинга и типчака, наблюдающиеся весной; есть основания полагать, что это явление в степях в отдельные годы достаточно широко распространено. В табл. 80 дана краткая биоморфологическая и прочая характеристика 159 видов растений Центрального Казахстана. На основе данных изучения 11 видов степных растений сделаны важные обобщающие выводы:

«Основной общей особенностью изученных растений является удивительная пластичность многих биолого-морфологических и эколого-физиологических показателей. Это результат приспособления к резко изменяющимся условиям произрастания, характерным для степей Центрального Казахстана (смена сухих и жарких сезонов холодными, иногда влажными или сухими, смена засушливых, в целом, лет годами более влажными)» (стр. 254).

«Многие из изученных видов — ковыли, типчак, полыни — имеют примерно одинаковую, сравнительно большую продолжительность жизни (30—50 лет и более). Особенно долго (100 лет, а возможно, и более) живут особи *Spiraea hypericifolia*, *Atriplex cana* и *Ferula songorica*» (стр. 256—257).

«Всходы у всех изученных видов появляются только в благоприятные годы» (стр. 257). Следовательно, семенное возобновление может осуществляться лишь периодически или эпизодически, но в связи со значительной длительностью жизни растений это не приводит к выпадению видов из фитоценозов.

«При сопоставлении результатов микробиологических наблюдений выяснилось, что каждый изучаемый вид высших растений (каждый центральный вид) имеет свой, только ему присущий состав консортов» (стр. 258).

Перечисленные, а также многие другие выводы имеют очень большое значение. В геоботанической литературе неоднократно отмечалась необходимость возможно более полного изучения биологических и экологических свойств компонентов фитоценозов. Это положение не только не утратило своего значения в настоящее время, но, пожалуй, его актуальность еще более возросла. Дело в том, что тех знаний по биологии и экологии растений, которые можно было получить при маршрутных исследованиях или на плохо оборудованных стационарах и отсутствие необходимой сложности исследований, становится все более и более недостаточным для глубокого понимания структуры и динамики фитоценозов и для разработки мер по управлению жизнью фитоценозов. Ничто, в том числе и новые подходы к изучению фитоценозов, не может заменить знание биологических и экологических свойств отдельных видов, и, следовательно, необходимы специальные комплексные исследования биоморфологических и эколого-физиологических свойств растений. Проведенные в Центральном Казахстане исследования могут служить образцом, и в этом их большое методическое значение. В дальнейшем программы и методы исследований должны быть усовершенствованы.

Создается впечатление, что работа на стационарах, начатая в 1958 г., закончена в 1961—1962 гг., т. е. что она продолжалась очень недолго. Между тем во введении к первой части рассматриваемой работы справедливо подчеркнуто, что «при исключительно выраженной контрастности метеорологических условий по годам, столь свойственной аридным районам вообще, кратковременное и не приуроченное к одним и тем же территориям изучение биоценозов иной раз не выясняет, а затушевывает истинную картину» (стр. 8).

Длительные стационарные наблюдения необходимы, в частности, для выяснения действительной значимости взаимоотношений растений с некоторыми консортами. численность которых резко колеблется по годам или периодам лет (в частности, саранчовые, грызуны). Нужно стремиться создавать стационары на длительный срок (на десятилетия), предусматривая возможность расширения и углубления работы. Необходимо также обеспечить разработку такой методики наблюдений, чтобы максимально устранить нарушения растительности и почвы, чтобы не вы-

звать «дигрессии как результата исследования». Для понимания разногодичных изменений на стационарах необходимо проводить соответствующие метеорологические наблюдения.

Исследованные территории используются и издавна использовались как пастбища. Их нужно изучать при выпасе скота с учетом его влияния на растения и растительность. Кстати, на пастбищах скот — важнейший консорт растений, которые он поедает. Он влияет на все стороны жизни растений, поэтому изучение побегообразования, длительности жизни, транспирации, фотосинтеза и т. д. следует проводить с учетом воздействия скота (стравливание, вытаптывание, отложение экскрементов). Скот оказывает влияние и на другие консорты, во всяком случае на консорты, связанные с надземными органами растений.

В рецензируемой книге многократно и убедительно показано особенно большое значение обеспечения растений влагой в условиях аридных районов. Поглощение воды растениями в основном идет через подземные органы, поэтому в программу исследований водного режима следует включать биоморфологические (включая изучение сезонных ритмов) и эколого-физиологические исследования корневых систем растений. Более широко также следует проводить анатомические исследования.

Для более глубокого понимания структуры, и в особенности динамики фитоценозов, следует уделять больше внимания изучению возрастного спектра ценопопуляций основных ценообразователей. В рецензируемой работе содержится очень ценный фактический материал по характеристике основных возрастных состояний изучаемых видов. Очень жаль, что эта превосходная основа не реализована в направлении изучения ценопопуляций. Мечта исследователей ценопопуляций — изучить ценопопуляции всех компонентов какого-либо фитоценоза. В аридных районах с маловидовыми, несомкнутыми фитоценозами, в особенности на песчаных почвах, вероятно, легче всего будет провести такое исследование.

Изучение консортивных связей следует проводить на уровне отдельных возрастных групп особей (об этом уже писал Е. М. Лавренко). Особенно легко это осуществить при изучении таких консортов, как ржавчинные грибы, эпифитные лишайники. Не менее важно на уровне возрастных групп особей проводить эколого-физиологические исследования.

Если в биоконплексных исследованиях принимает участие миколог, то в программу следует включать изучение не только грибов, паразитирующих на надземных органах растений и почвенных и ризосферных грибов, но и микоризных грибов. Последнее, к сожалению, не было включено в программу работ по изучению микоконсортов растений Центрального Казахстана. При стационарных исследованиях нецелесообразно пользоваться методом Друде, следует использовать более точные методы. Вряд ли есть смысл пользоваться методом Друде при изучении почвенных и ризосферных микроскопических грибов.

В заключение следует сказать, что работа, проведенная в Центральном Казахстане, заслуживает очень высокой оценки. Сам факт объединения в единый коллектив сотрудников различных исследовательских учреждений, относящихся к различным ведомствам и территориально разобщенных, весьма отраден. В настоящее время, в связи с назревшей необходимостью проведения комплексных биогеоценологических исследований, вопрос о комплексировании работ институтов АН СССР, республиканских академий и пр. становится весьма актуальным. Как показывает опыт, организация исчерпывающе полных комплексных исследований практически невозможна или, во всяком случае, трудно осуществима. Однако итоги работ, опубликованные в рецензируемых двух томах, дают основание заключить, что даже при участии в комплексных исследованиях лишь ботаников (разных специальностей) и зоологов можно получить превосходные результаты. Практика совместной работы геоботаников и почвоведов широко распространена. Комплексные зоолого-ботанические исследования проводились в нашей стране очень редко, обычно для выяснения каких-либо частных вопросов. На примере исследований, проведенных в Центральном Казахстане, видно, что такие исследования могут быть весьма плодотворными, если в основу положено представление о консорциях.

Одним из организаторов коллектива биоконплексных исследователей в Центральном Казахстане и одним из ответственных редакторов рецензируемых книг был безвременно скончавшийся А. А. Юнатов. Его светлой памяти следовало бы посвятить это издание.¹

Т. А. Работнов.

Московский государственный
университет им. М. В. Ломоносова.

(Получено 11 VII 1970).

¹ Редакции журнала известно, что коллектив авторов, работающий над третьим томом коллективной монографии «Биоконплексные исследования в Казахстане», решил посвятить его памяти А. А. Юнатова. Третий том этой монографии будет заключать результаты стационарного исследования сухостепных и пустыньных сообществ, относящихся к наиболее широко распространенным ассоциациям, в первую очередь зональным. При этом будет охарактеризован и возрастной спектр ценопопуляций основных ценообразователей.

Редакция.

Р. Парсон. Природа предъявляет счет (охрана природных ресурсов США). Изд. «Прогресс», М., 1969, 567 стр.

(**R. Parson.** *Conserving American resources.* New York, 1964)

N. A. FRANTSKEVICH (A REVIEW).

Охране природы в СССР в последние годы уделяется все больше и больше внимания и в связи с этим возрастает интерес к опыту зарубежных стран в этой области. Книга американского ученого Р. Парсона «Природа предъявляет счет» посвящена состоянию природных ресурсов США и возможным путям их охраны. Автор весьма обстоятельно и разносторонне освещает круг вопросов, относящихся к данным проблемам.

В начале книги (гл. I — «Постановка вопроса») Парсон излагает свою точку зрения на охрану природы. Основной принцип — это рациональное, бережное использование ресурсов, а не консервация их, прочная связь с экономикой страны. Внимательное или равнодушное отношение государства к этим проблемам говорит о степени его зрелости. Важную роль играет осведомленность всех слоев населения в вопросах естествознания, понимание существования возобновимых (растительность и почвы) и невозобновимых (полезные ископаемые — «слуги на один раз») ресурсов. «Охрана природы должна стать неотъемлемой частью мировоззрения человека», эту мысль автор проводит через всю свою книгу.

Далее вкратце (гл. II — «Природные условия и ресурсы») характеризуются основные естественные источники жизни человека на Земле, раскрывается их взаимосвязь с природными условиями и между собой. Кроме того, уделяется внимание цикличности явлений природы, благодаря чему существует в ней подвижное равновесие, а человек, нарушая законы циклов, нарушает тем самым равновесие природных ландшафтов, что ведет к обеднению, истощению ресурсов. Последующие главы посвящены отдельным природным ресурсам и рекомендациям по их охране.

Вода — это кровеносная система природы, и с нее начинается ученый подробное описание богатств Земли (гл. III — «Вода на земле», гл. IV — «Охрана воды»). Океаны и моря содержат около 97% всего количества воды и лишь 0.5% имеет атмосферу. Такое равновесие поддерживается постоянством гидрологического цикла. Поверхностные и грунтовые воды взаимно дополняют друг друга. Уровень грунтовых вод отражает степень истощения их запасов. Не камень, бронза и железо, а вода оказала наибольшее влияние на формирование человеческой культуры. Запасы ее влияют на плотность населения, причем прогресс цивилизации повышает требования к ней. Но если с водой не обращаться с должным уважением, то она превращается в разносчика инфекций и губит все живое на Земле.

В планетарном масштабе охрана воды сводится к замедлению процесса возвращения ее в море, т. е. к замедлению гидрологического цикла. В первую очередь важно естественное поддержание водных ресурсов в равновесии. Наиболее надежными водохранилищами являются леса. Рубка леса, мелиоративные работы требуют продуманного подхода, ибо часто от измененных земель получить можно значительно меньше дохода, чем используя их такими, какими они были. Сохранение и увеличение в почве перегноя делает ее влагоемкой. Без перегноя почва либо пропускает воду «как решето», либо не пропускает ее совсем. Важно, чтобы потребление воды не превышало ее поступления.

Более опасным, чем истощение водных ресурсов, является их загрязнение — указывает Парсон. Загрязненность наземных вод США возросла к 1960 г. в 6 раз по сравнению с 1900 г. Постоянная очистка, обезвреживание промышленных и бытовых сточных вод, повышение их производительности (т. е. использование одного и того же объема воды при предварительном очищении несколько раз), пополнение запасов грунтовых вод за счет различного типа искусственных водохранилищ, очищение воды от минеральных солей (опреснение) — это искусственные пути охраны.

Далее автор характеризует почвы и методы их охраны (гл. V — «Почвы и их истощение», гл. VI — «Охрана почвы»). При варварском обращении с почвой, в первую очередь при уничтожении растительного покрова, в ней истощается запас питательных веществ и ухудшается строение: эрозия уничтожает почву. Водная эрозия в США охватывает огромные площади.

Парсон подробно описывает средства защиты почв от эрозии, а также агротехнические приемы, связанные с сохранением в почве перегноя, устранением излишней кислотности почвы, увеличением количества питательных веществ. В 1935 г. в США учреждена Служба охраны почв. Фермерам и арендаторам, применяющим рекомендованные методы обработки почвы, выплачивают субсидии. Существуют специальные районы, где можно наглядно видеть рентабельность рекомендованных учеными методов. В 1961 г. было создано 2900 таких районов по охране почв. Трудности организации охраны почв связаны с тем, что основу землепользования в стране составляет частный сектор, но в 23 штатах на всей территории уже применяются рекомендованные методы.

Почвенные ресурсы тесно переплетаются с растительными. Глава VII — «Хищническая эксплуатация и восстановление пастбищных угодий в засушливых районах». Первые колонисты представляли значение степей в балансе природы еще хуже, чем значение воды и почв. Все казалось безграничным и неисчерпаемым, но сильно нарушенный растительный покров не мог устоять перед водной и ветровой эрозией. Например, западная часть штата Канзас в настоящее время лишена растительности и представляет собой «пыльную чашу». В 1934 г. был введен закон Тейлора о пастбищах и создано Управление по координированию землепользования. Ежегодно 8 млн голов скота пасется на государственных пастбищах, которые поддерживаются в хорошем состоянии. Существуют также программы использования кормовых угодий для отдельных штатов. Выбитые скотом пастбища можно восстановить регулированием выпаса, созданием искусственных водоемов и распределением животных вокруг них.

«Ценность почвы определяется ее продукцией — растительностью, — пишет автор, — а самое важное место в растительном мире занимает леса» (стр. 193, гл. VIII — «Леса и их эксплуатация»). Лес используется с давних пор и с каждым годом возрастает разнообразие получаемого из древесины сырья. Кроме того, лес — защитник почвы от эрозии и от обезвоживания, он сохраняет фауну и доставляет эстетическое наслаждение человеку. Бескрайние густые леса казались людям неисчислимыми. Принцип «руби и уходи» привел к опустошению вначале восточных и южных лесов, а затем тихоокеанского побережья. Последними стали эксплуатировать леса в Скалистых горах. Раньше в основном использовались лишь мягкие породы деревьев (болотная, карибская и веймутова сосны, хемлок, черная ель). Со временем нашли широкое применение еще 152 различных древесных породы. Роль лесной промышленности в экономике США велика, в ней занято 16 млн человек. К началу колонизации в США площадь, покрытая лесами, равнялась 1 млрд акров, к 1963 г. осталось 759 млн акров, из них лесов, имеющих коммерческое значение, 508 млн акров — 8% лесной площади земного шара. Раздробленность и разбросанность частных лесовладений осложняет охрану леса и налаживание лесного хозяйства. Частным владениям принадлежит 1/3 нетоварного и 73% товарного леса.

Самовоспроизведение является основной функцией всех живых организмов. Будет лес — значит будет много воды, но меньше наводнений, много птиц, животных и всех изделий, для которых исходное сырье — дерево. Лесовод должен думать не только о сегодняшнем дне, но и о будущем. Он должен учитывать связь роста населения с повышением продуктивности лесов (гл. IX — «Охрана и рациональное использование лесных ресурсов»). В 1960 г. в США был принят закон о многоотраслевом хозяйстве, который способствует более планомерному использованию древесины. Успешная работа пожарной службы сохраняет не только лес, но и почву. В больших массивах следует оставлять огнеломные и пастбищные полосы. Одновременно с пожарной службой должна функционировать служба по борьбе с вредителями, болезнями и паразитами леса, которая в США еще работает не повсеместно. Выборочная рубка обеспечивает постоянную и максимальную продуктивность. Леса должны использоваться комбинированно (дифференцированные рубки, добывание смол, охотничьи хозяйства и т. д.), но выпас скота в лесу недопустим. Скот утрамбовывает лесную подстилку, уничтожает молодую поросль, ухудшает общее состояние леса.

Отдельные наиболее ценные территории в США отведены под национальные парки (заповедники). Они занимают 186 млн акров. Первым был создан в 1891 г. Йеллоустонский национальный парк.

В X главе Парсон дает схемы охраны природных ресурсов, относящихся к земельному фонду. Леса, пастбища, ранчо, пахотные угодья составляют 90% всей территории США, а города, железные дороги, линии электропередач, нефтехранилища и т. д. — 7%. Показатели плодородия отступают перед факторами, обусловленными сооружениями цивилизации. «Розы, коровы и спаржа не могут противостоять заправочным станциям, кинотеатрам на открытом воздухе, туристским базам» (стр. 263).

Первым шагом к действительной охране земельных ресурсов должна стать классификация земель по степени их пригодности для хозяйства. Служба охраны почв США разработала классификацию сельскохозяйственных угодий по участию естественных травянистых доминантов: пастбища превосходные — 76—100%; хорошие — 51—75%; удовлетворительные — 26—50%, плохие — 0—25%. Население страны растет, но не исчерпана и возможность повышения продуктивности растительных ресурсов США. Кроме того, при рациональном ведении хозяйства можно освоить еще 80—100 млн акров земель, ранее не использовавшихся. Необходимо совершенствовать взаимоотношения человека с землей. Охрана ее должна изменяться вместе с прогрессом. В 1955 г. в связи с этим был введен закон о комплексном использовании земной поверхности.

Далее ученый характеризует фауну Соединенных Штатов (гл. XI — «Природные сообщества: их функции и хищническое отношение к ним»). «Фауна — это часть основных ресурсов и их продукт. Правильное сочетание водных и почвенных ресурсов с растительным покровом — надежное средство обеспечить здоровое сообщество диких животных» (стр. 303).

Предвзятое отношение человека к разным видам животных, деление их на «хороших» и «плохих», так же как и огнестрельное оружие, покоянуло равновесие

сообществ. Например, уничтожение змей, поедающих грызунов, ведет к увеличению последних.

Дикая фауна — побочный продукт правильного управления земельным фондом. Оптимальным способом охраны животных является регулирование численности сообществ (гл. XII — «Охрана дикой фауны»). Интродукция видов из других стран, отмечает автор, далеко не лучший выход из положения. Для сохранения местных обитателей необходимы три обязательных условия: пища, вода и убежище. Охрана лесов, пастбищ и почв приводит к охране фауны. Непригодные для других целей участки, живые изгороди, пограничные полосы между различными ландшафтами должны стать местом обитания животных и птиц. В США созданы убежища и заповедники, установлен «запретный сезон» на охоту, есть договоры с Канадой, ограждающие виды, мигрирующие на ее территорию. И вновь Парсон подчеркивает особую важность понимания значения охраны природы всем населением, иначе никакие законы не смогут ограждать животных от человека.

Природа и человек связаны сотнями нитей деловых взаимоотношений, но ему необходимо общение с ней и во время отдыха (гл. XIII — «Ресурсы для отдыха, вдохновения и обучения»). В последние годы охрана природных ресурсов для отдыха в США стала одной из важных отраслей хозяйства; однако в стране для этих целей недостаточно отведено мест с «первобытной природой»; мало пляжей; по обе стороны автострад, где могли бы располагаться зеленые зоны, тянутся нескончаемые щиты рекламы и т. д.

Ресурсы суши и моря едины, «охрана наземных богатств способствует сохранению морских богатств» (гл. XIV — «Ресурсы окраинных морей США»). Загрязнение рек, эрозия, дренажные сооружения губят места обитания рыб; плотины и дамбы уничтожают устричные отмели. Защита природных ресурсов должна стать всеобъемлющей и осуществляться по единому плану; необходимо соблюдать осторожность в применении орудий лова и ограничивать размеры добычи. По чисто экономическим причинам видам, близким к исчезновению, надо давать «отдых» в процессе их эксплуатации и, кроме того, направлять исследования ученых на выявление новых видов промысловых рыб. Одной из насущных задач современности становится также разведение рыб.

Две следующие главы автор посвящает невозобновимым ресурсам и их охране (гл. XV — «Минеральное топливо и основные металлы», гл. XVI — «Охрана минеральных ресурсов»).

Заключает свою книгу Парсон мыслями о перспективах в деятельности человека по охране природы и об ответственности современных поколений перед будущими (гл. XVII — «Перспективы и ответственность»). «Охрана природных ресурсов, — говорит ученый, — должна быть направлена на борьбу с причинами бедствий, а не с самими бедствиями. Она должна вовремя устранять эти причины, чтобы избежать последствий. Охрана природных ресурсов должна стать продуманной, непрерывной и систематической» (стр. 530).

Книга «Природа предъявляет счет» написана доступно для широких слоев населения. Она хорошо иллюстрирована схемами, диаграммами, картами, фотографиями и может быть полезна для всех интересующихся вопросами охраны природы.

Н. А. Францевич.

ХРОНИКА

УДК (063) 551.481

О РАБОТЕ ГРУППЫ «ТЕЛМА»¹ СОВЕТСКОГО НАЦИОНАЛЬНОГО КОМИТЕТА ПО МЕЖДУНАРОДНОЙ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ПРОГРАММЕ

T. V. GERASIMENKO. «TELMA» GROUP IN THE SOVIET NATIONAL COMMITTEE FOR THE INTERNATIONAL BIOLOGICAL PROGRAMME

12 мая 1970 г. состоялось первое заседание группы «Телма» совместно с активом секции болотоведения Всесоюзного ботанического общества, посвященное проблеме охраны болот в СССР. Организация заседания нашла живой отклик у болотоведов. Присутствовало 30 человек — представители производственных и научно-исследовательских организаций и учреждений Москвы, Ленинграда, Горького, Вильнюса и Тарту.

Во вступительном слове заместитель председателя Советского национального комитета по МБП О. Н. Бауэр (Зоологический институт АН СССР, Ленинград) указал на важность работы по охране болот, которую начали советские болотоведы.

Инвентаризация болот, имеющих значение для науки, их охрана и организация болотных заповедников проводятся в рамках МБП. В июне 1968 г. в СССР была организована группа международного проекта «Телма», который является частью МБП. Группа подчиняется Советскому национальному комитету по МБП, возглавляемому акад. Б. Е. Быховским.

Группа «Телма» имеется в национальных комитетах по МБП в 17 странах мира, центр ее находится в Лондоне. Основная ее задача — организация охраны болот мира, выбор объектов охраны и его обоснование, а также изучение продуктивности растительных сообществ болот.

В состав советской группы «Телма» вошли 9 человек, специалисты, изучающие болота в различных районах СССР. Председателем группы был назначен проф. А. А. Ниценко (Ленинградский университет), ученым секретарем М. С. Боч (Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград).

Советские болотоведы, руководствуясь решением международного съезда группы «Телма», состоявшегося в Англии в 1968 году, направили свои усилия прежде всего на составление списка болот-заповедников международного и национального значения, который будет представлен в соответствующие инстанции для утверждения.

На заседании были заслушаны доклады В. В. Мазинга (Тартуский университет, ЭССР) «Проблема сохранения болот» и А. А. Ниценко «Проект системы болотных заповедников в СССР».

Мазинг рассказал о составлении списка заказников и заповедников болотных ландшафтов Эстонии. Он указал, что в результате интенсивных мелиоративных работ в последнее время в ряде районов Эстонии имеют место явления почвенной засухи (о. Сарема, район Кохтла-Ярви) и становится острой проблема водоснабжения ряда городов (Таллин, Пярну). Управление охраны природы и заповедников Министерства сельского хозяйства Эстонской ССР поручило эстонским ученым составить список болот-заповедников для поддержания необходимого водного баланса в ряде районов республики.

В докладе Мазинга были указаны принципы, которыми, по его мнению, следует руководствоваться при выделении болот для заповедования.

К числу таких принципов относятся прежде всего научные критерии. Целый ряд болот необходимо сохранить как характерные представители того или иного типа. Кроме того, имеются болота, которые являются редкими для данного района, их тоже необходимо выделить как объекты для заповедования. Нередко тот или иной болотный ландшафт интересен по своей флоре, по наличию определенных растительных сообществ. Важно не упускать из виду, что болота часто являются местом обитания редких птиц, которые также требуют охраны. Геологи считают желательным оставить нетронутыми некоторые болота как определенные возрастные эталоны тех или иных климатических эпох. С точки зрения гидрогеологов нужно заповедовать болота с уникальными болотными озерами; прежде чем принимать решение об осушении болотных массивов, следует также всесторонне учесть их влияние на сток и питание рек.

Докладчик привел экономическое обоснование эффективности сохранения некоторых болот — экономические критерии. Так, например, в Эстонии 10% всех бо-

¹ «Телма» в переводе с греческого — ил.

лот республики решено сохранить для ягодного хозяйства, дающего высокие прибыли (клюква является предметом экспорта). Нередко осушение болот для лесоводства бывает убыточным, так как бонитет леса, произрастающего на болотах, доводят лишь до 4—5 классов.

Нельзя также упускать из виду, что красота и самобытность многих болотных ландшафтов позволяют превратить их в места для посещения туристами.

В заключение Мазинг подчеркнул, что огромные территории болот в нашей стране позволяют без ущерба для развития торфяной промышленности создать целую систему болотных заповедников. Исходя из таких позиций, эстонские ученые-ботаники предлагают помимо создания заповедников найти более целесообразные пути использования 95 болот своей республики.

А. А. Ниценко ознакомил присутствующих с работой болотной комиссии ВБО по составлению списка болот заповедников.

От ученых-ботаников из различных природных районов СССР получены предварительные списки болот, которые необходимо сохранить для заповедования.

В Украинской ССР предложено заповедать 14 болот. Институтом ботаники АН УССР присланы хорошо составленные описания с научным обоснованием необходимости заповедования ряда объектов. К сожалению, среди них не указаны болота, которые можно отнести к разряду заповедников международного значения.

Большая работа по выявлению болот для организации заповедников проведена в Литовской ССР и Эстонской ССР. В Литве предложено заповедать восемь болот, причем три из них в качестве болот-заповедников международного значения. В Эстонии также выделено восемь наиболее интересных болот. Нет пока данных по Латвийской ССР. Научно-технический совет Карельского отделения Всесоюзного общества охраны природы вынес специальное постановление о необходимости создать в Карельской АССР две системы болот-заповедников (в южной и в северной частях республики). На территории тундровой и лесотундровой зон СССР предложено заповедать шесть наиболее интересных объектов. На Северо-Западе СССР должно быть сохранено 5—7 болот. На Дальнем Востоке ботаническая группа Хабаровского краеведческого научно-исследовательского института Сибирского отделения АН СССР предложила сохранить три наиболее редких болотных ландшафта. Имеются ориентировочные данные по Горьковской области (о заповедовании пяти болот) и по Уралу. Один из интереснейших болотных массивов в Красноярском крае выделил для заповедования Институт леса и древесины СО АН СССР. Для остальных районов СССР болотные заповедники еще не намечены, что препятствует завершению работы по созданию проекта болотных заповедников в СССР. Докладчик указал, что болота, которые находятся на территории существующих заповедников (как, например, болота Дарвинского заповедника), не следует включать в список болот-заповедников, так как они уже являются неприкосновенными.

Ниценко призвал всех присутствовавших на заседании обсудить вопросы, касающиеся принципов выделения и количества болотных заповедников.

Вопросы, затронутые докладчиками, вызвали оживленную дискуссию. **Д. Н. Сабуров** (Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград) предложил выделить небольшое количество болот, но решительно настаивать на их заповедовании. **Г. С. Молкин** (Ленгидроэнергопроект, Ленинград) и **Л. В. Денисова** (Центральная лаборатория по охране природы, Москва) указали, что ботаники должны тщательно проанализировать и отобрать действительно ценные объекты для заповедования независимо от их количества.

Подводя итог высказываниям по этому вопросу, **В. В. Мазинг** предложил четко выделить болота, которые подлежат заповедованию, и болота, для которых надо пересмотреть и найти более рациональные пути использования. Что касается количества объектов заповедования, то, по его мнению, не следует ограничивать их число, так как ресурсы наши колоссальны и заповедование болот не будет препятствовать развитию торфяной промышленности.

Л. И. Китсинг (Северо-Западное территориальное геологическое управление, Ленинград) поставил вопрос о необходимости согласования разработки проекта болотных заповедников с отделами торфяного фонда территориальных геологических управлений Министерства геологии РСФСР. Только при наличии такого контакта может быть успешно решена поставленная задача по заповедованию болот.

Заседание приняло следующие решения.

1. Продолжить составление списка болот-заповедников с привлечением к этой работе представителей территориальных отделов торфяного фонда Министерства геологии.

2. Собрать данные по районам, где еще не выделены объекты, подлежащие заповедованию.

3. Составить первоочередной список заповедных болот, которым в ближайшее время угрожает осушение вследствие тех или иных мероприятий.

4. Не включать в список болот-заповедников те объекты, которые уже входят территориально в государственные заповедники и, следовательно, охраняются.

Т. В. Герасименко.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 5 VII 1970).

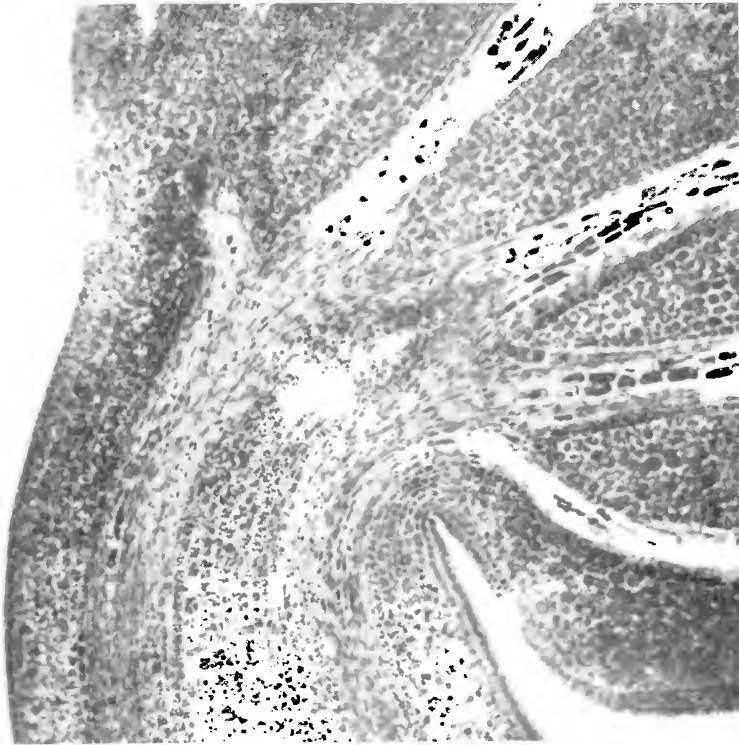


Рис. 2. Основание семядоли *Acer tataricum*. Видно расщепление центральной жилки и объединение ее флоэмной части с боковыми жилками.

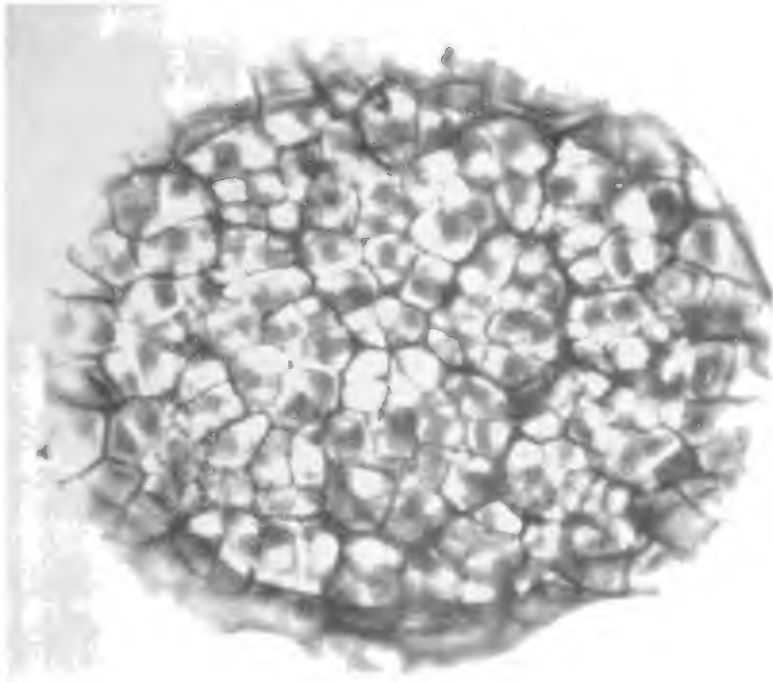
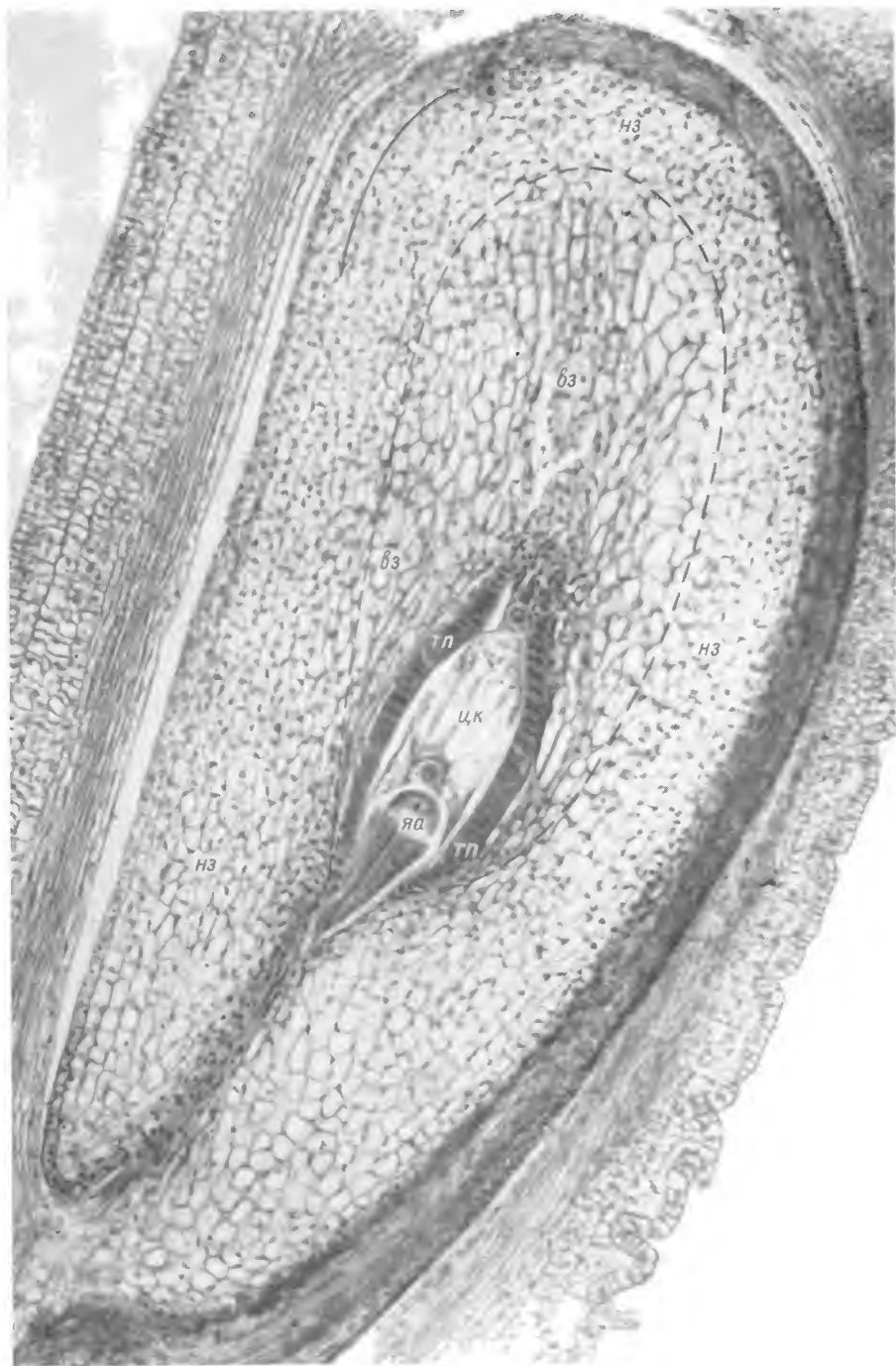


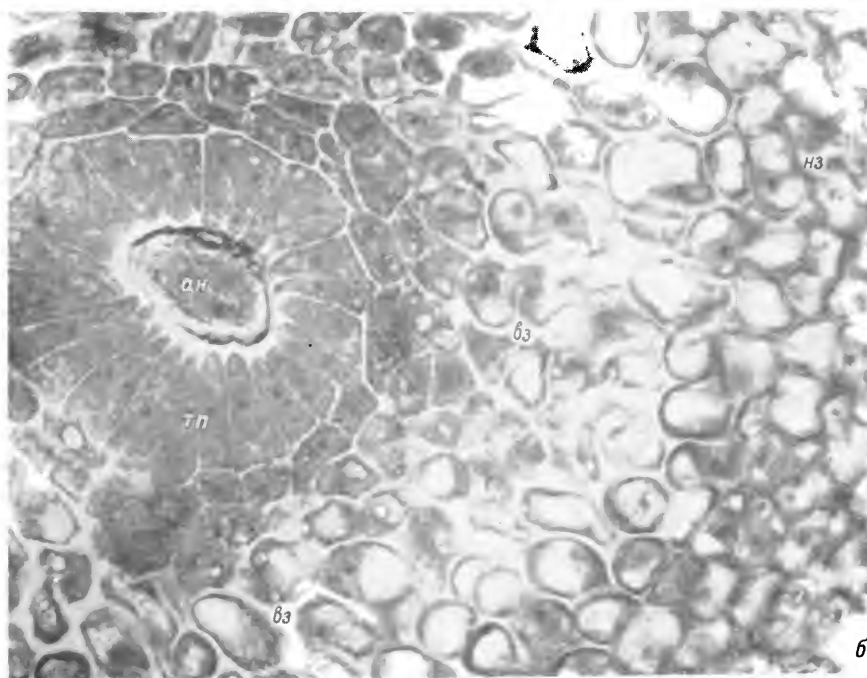
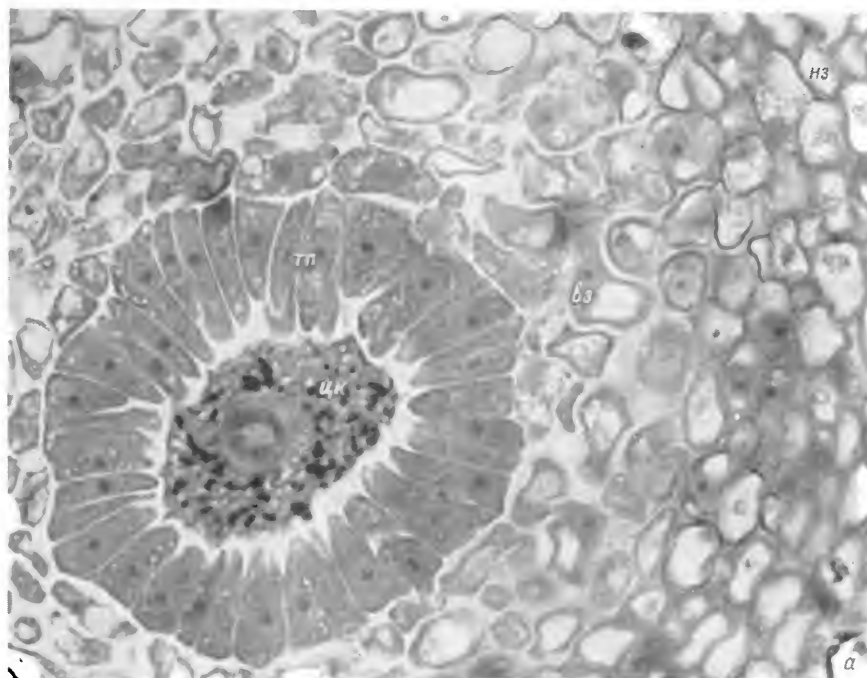
Рис. 4. Комплексы клеток на поперечном срезе апекса побега *Lupinus albus* L. (по Ball, 1949).



Т а б л и ц а I

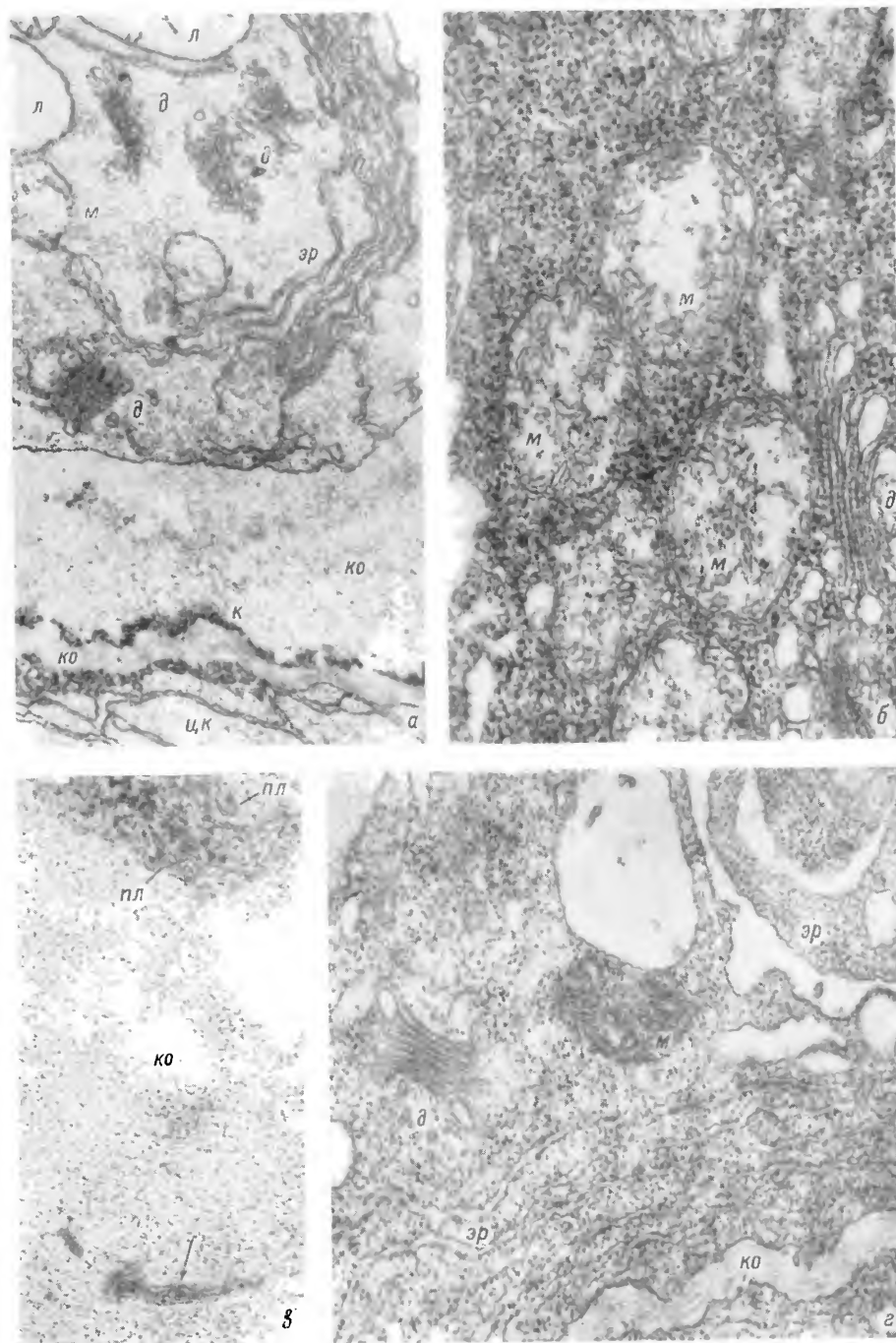
Продольный медианный срез семязачатка с 7-ядерным зародышевым мешком (фиксация по Навашину, гематоксилин, увел. 200).

Обозначения к табл. I—VII: *ан* — антиподы; *в* — вакуоль; *вз* — внутренняя зона паренхимы интегумента; *д* — диктисома; *к* — кутикула; *ко* — клеточная оболочка; *л* — лейкопласт; *м* — митохондрия; *мт* — микротело; *нз* — наружная зона паренхимы интегумента; *пг* — пузырьки Гольджи; *пд* — плазмодесма; *пл* — плазмалемма; *пр* — протуберанцы оболочки; *сз* — светлая зона на месте типичной оболочки интегументальной паренхимы; *тп* — тапетум; *цк* — центральная клетка; *шс* — широкий слой оболочки (слизь) интегументальной паренхимы; *эп* — эндоплазматический ретикулум; *я* — ядро; *яа* — яйцевой аппарат; *яд* — ядрышко; *яо* — ядерная оболочка.



Т а б л и ц а II

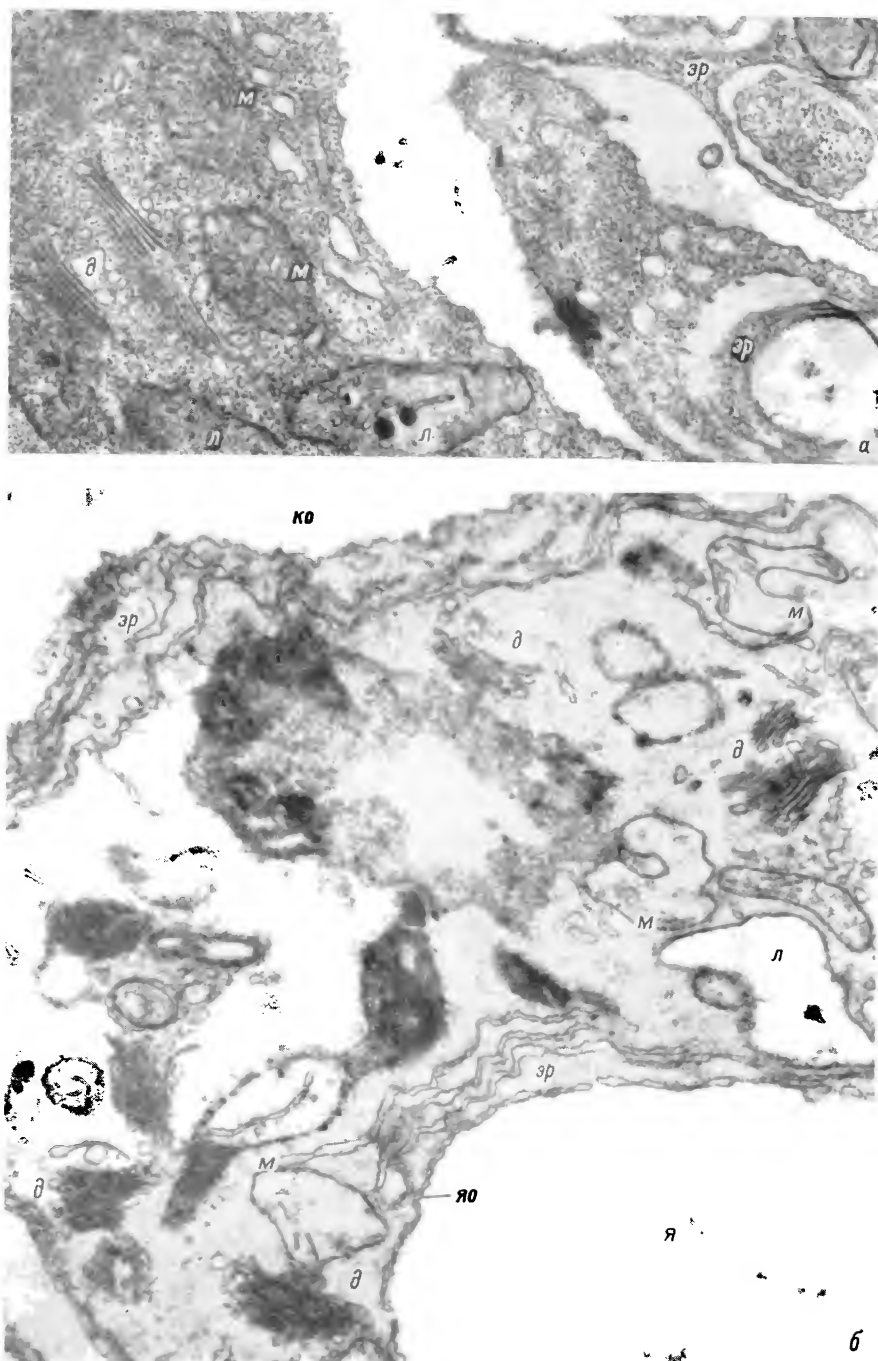
Поперечные срезы центральной части семязачатка на уровне вторичного ядра центральной клетки (а) и антипод (б); к тапетуму прилегают похожие на него тонкостенные паренхимные клетки. (Формальдегид-глутаральдегид, увел. 700).



Т а б л и ц а III

Клетки тапетума.

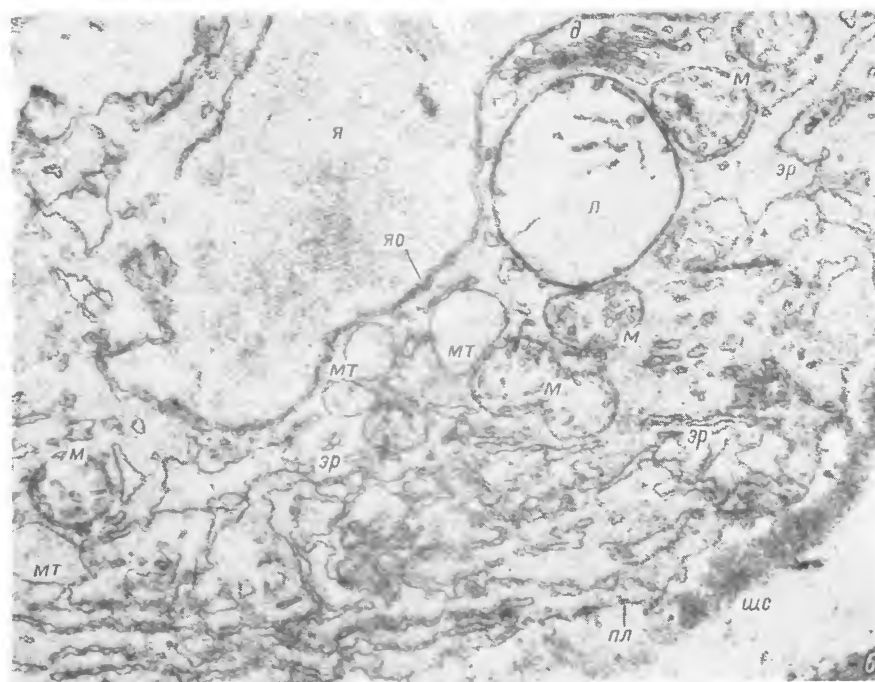
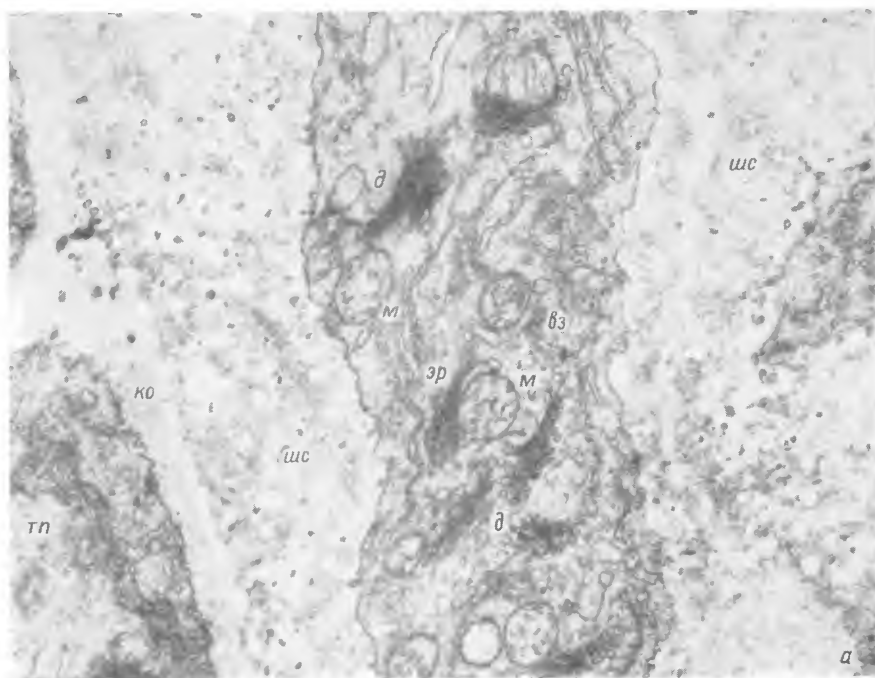
а — апикальная часть. (Перманганат, увел. 27 000); б — фрагмент средней части: группа митохондрий и диктиосомы. (Осмий, увел. 53 000); в — фрагмент апикальной стенки с плазмодесмоподобными структурами (показаны стрелкой). (Формальдегид-глутаральдегид, увел. 82 000) г — апикальная часть, гранулярный и агранулярный ретикулум. (Формальдегид-глутаральдегид, увел. 38 000).



Т а б л и ц а I V

Клетки тапетума.

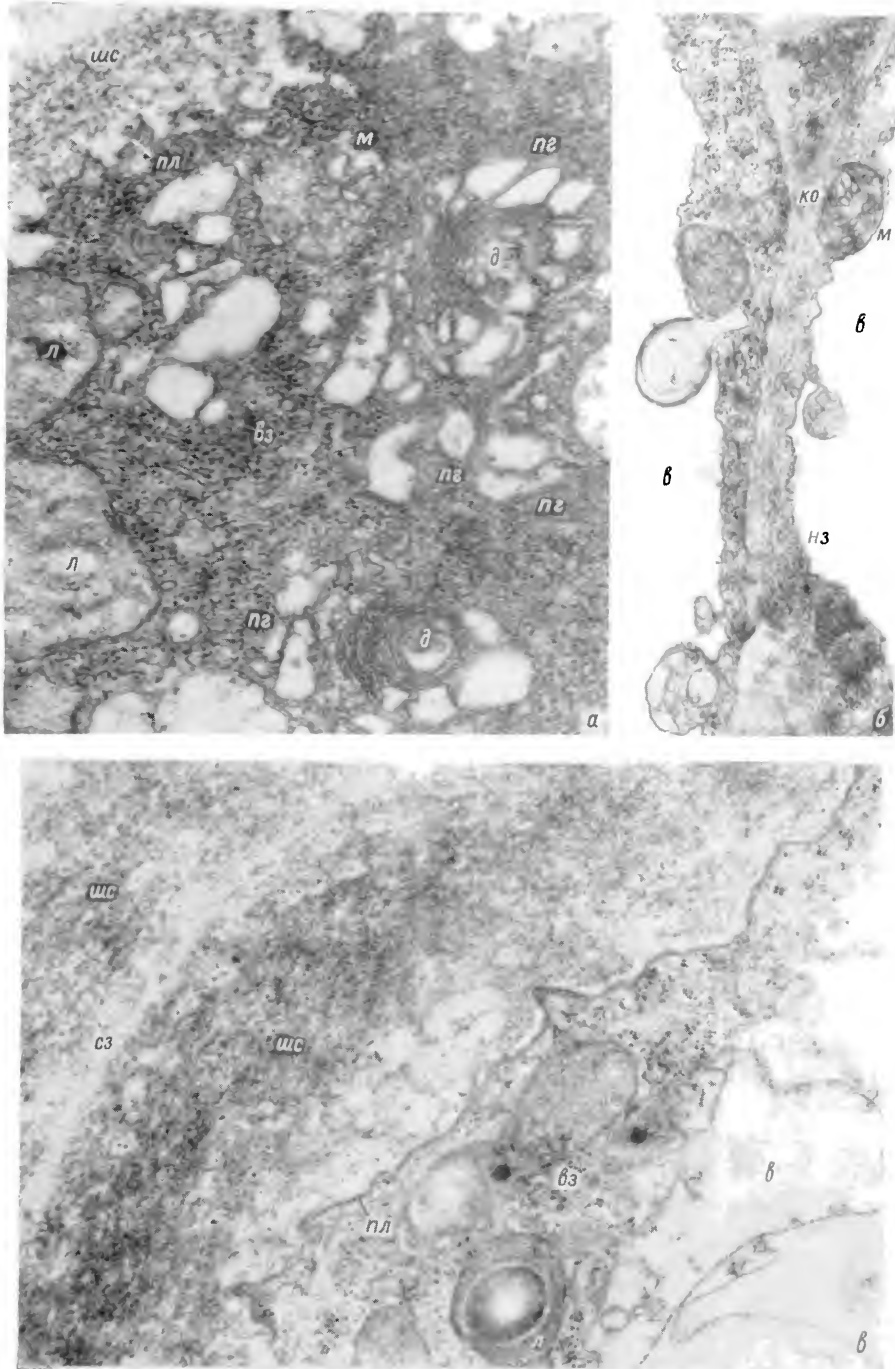
а — средняя часть. (Формальдегид-глутаральдегид, увел. 33 000); б — базальная часть, электронноплотные образования. (Перманганат, увел. 34 000).



Т а б л и ц а V

Клетки внутренней зоны интегументальной паренхимы. (Перманганат).

а — прилегающая к тапетуму клетка, тапетум слева (увел. 30 000); б — клетка четвертого слоя, считая от тапетума (увел. 40 000).

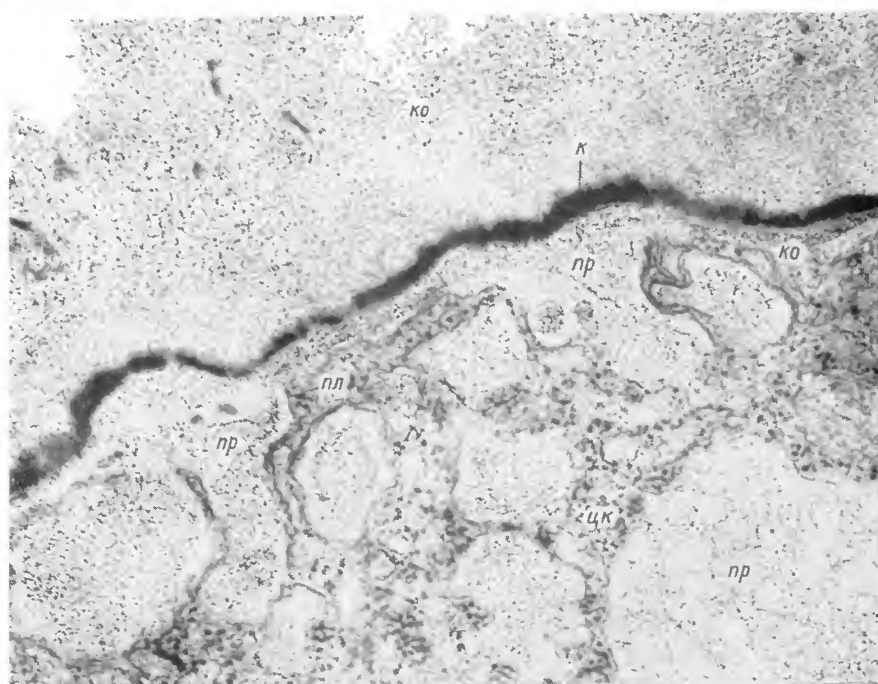
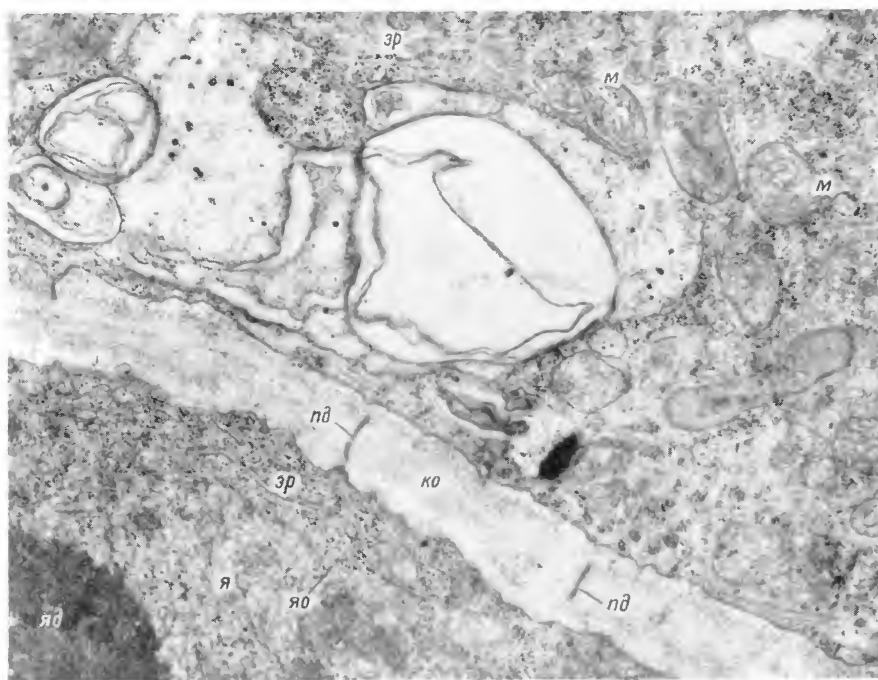


Т а б л и ц а VI

Фрагменты клеток паренхимы интегумента.

а и в — клетки внутренней зоны; б — наружной зоны; а — осмий (увел. 73 000); б — формальдегид-глутаральдегид (увел. 25 000); в — формальдегид-глутаральдегид (увел. 34 000).

к стр. 340.



Т а б л и ц а VII

а (верхний) — интегументальная паренхима на уровне антипод. (Формальдегид-глутаральдегид, увел. 33 000); *б (нижний)* — центральная клетка на границе с талетумом (*вверху*). Протуберанцы оболочки. (Формальдегид-глутаральдегид, увел. 43 000).

March 1971

BOTANICAL JOURNAL

PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY
OF THE U.S.S.R.

CONTENTS

	Page
M. M. Lodkina, A. I. Liashuk, M. G. Nikolaeva. Structural changes in the embryo of <i>Acer tataricum</i> L. during the ripening and stratification of seeds. (With special reference to the mechanism of seed germination). (5 textfigures, 2 plates)	321
A. E. Vasiliyev and M. A. Plisko. Electron microscopic study of the integumental tapetum and adjacent ovule tissues in <i>Calendula officinalis</i> L. (7 plates)	335
Yu. D. Gusev. Distribution of plants along railways in the north-western part of European Russia. (1 textfigure)	347
N. I. Bobrovskaya. On the water balance of trees and shrubs of the sandy desert Karakumy. (3 textfigures)	369
METHODS OF BOTANICAL RESEARCH	369
S. S. Khokhlov and M. I. Zaytzeva. The program and methods of detection of apomictic forms of plants in the flora of the U. S. S. R. (2 textfigures).	369
[V. Ja. Chastukhin]. On the organization of the exposition of lower plants in botanical museums	378
V. N. Makarevich and V. M. Poniatovskaja. Litter in meadow plant communities. I. On some terms	383
V. Ja. Alexandrov and I. G. Zavadskaya. The protoplasm movement as a criterion of the resistance of plant cells to the deleterious effect of injurious agents. (2 textfigures).	389
A. O. Jalilova. The biologo-morphological method in the studies on the productivity of grasses.	395
REPORTS	403
V. F. Shamurin and E. A. Tikhmenev. Flowering and fructification in <i>Leguminosae</i> and <i>Scrophulariaceae</i> in the Wrangel Island. (3 textfigures). (403). — T. V. Pavlova. The role of fungi in the decomposition of the vegetative matter in meadows. (414). — V. N. Liznev and V. M. Burdasov. On the polyembryony in apple-tree. (5 textfigures). (416). — A. G. Sidorsky, V. A. Sidor-skaya, T. I. Alioshina and G. I. Uglanova. Enzymatic activity in leaves of diclinous plants. (422). — V. N. Ukhachiova. The <i>Iris</i> steppes of the Eastern Pamirs. (2 textfigures). (428). — N. N. Blagoveshchenskaya. On the biological significance of flower pigments. (434). — [N. V. Pervukhina]. On the problem of the biological significance of flower pigments. (435). — T. P. Yefimova, V. V. Sentemov and A. V. Sentemova. Plant species new for the Udmurtian A. S. S. R. (438).	
REVIEWS	441
O. A. Semikhatova. O. V. S. Heath. Physiological aspects of photosynthesis. 1969. (441). — V. V. Masing and H. H. Trass. V. D. Aleksandrova. Classification of vegetation. Principles of classification and classification systems of various phytocoenological schools. 1969. (446). — T. A. Rabotnov. Biocomplex investigations in Kazakhstan. Part I. Plant and animal communities of the Central Kazakhstan steppe and desert. Editors-in-Chief Dr. L. V. Arnoldi and Dr. A. A. Yunatov. 1969. Part II. Biocomplex characteristics of the main coenose-forming plants in the vegetation of Central Kazakhstan. Editors-in-Chief A. A. Yunatov and E. M. Lavrenko. 1969. (449). — N. A. Frantskevich. R. Parson. Conserving American resources. 1964. (452).	
CHRONICLE	455
T. V. Gerasimenko. «Telma» group in the Soviet National Committee for the International Biological Programme. (455).	

СО Д Е Р Ж А Н И Е

	Стр.
М. М. Лодкина, А. П. Ляшук и М. Г. Николаева. Анатомические изменения зародыша <i>Acer tataricum</i> L. при созревании и в процессе стратификации семян. (К вопросу о механизме прорастания семян). (С 5 рис. и 2 табл. рис.)	321
А. Е. Васильев и М. А. Плиско. Электронномикроскопическое исследование интегументального тапетума и смежных тканей семязачатка у <i>Calendula officinalis</i> L. (С 7 табл. рис.)	335
Ю. Д. Гусев. Расселение растений по железным дорогам северо-запада Европейской России. (С 1 рис.)	347
Н. П. Бобровская. О водном балансе древесных и кустарниковых видов песчаной пустыни Каракумы. (С 3 рис.)	361
МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ	369
С. С. Хохлов и М. И. Зайцева. Программа и методика выявления апомиктичных форм растений во флоре СССР. (С 2 рис.)	369
В. Я. Частухин. Об организации экспозиции живых растений в ботанических музеях.	378
В. Н. Макаренки и В. М. Понятовская. Ветoshi и подстилка на суходольных лугах. I. О содержании некоторых терминов.	383
В. Я. Александров и П. Г. Завадская. Движение протоплазмы как критерий устойчивости растительных клеток к действию повреждающих агентов. (С 2 рис.)	389
А. О. Джахилова. Опыт применения биолого-морфологического метода при изучении продуктивности злаков.	395
СООБЩЕНИЯ	403
В. Ф. Шамурин и Е. А. Тихменев. Цветение и плодоношение бобовых (<i>Leguminosae</i>) и поричниковых (<i>Scrophulariaceae</i>) на острове Врангеля. (С 3 рис.). (403). — Т. В. Павлова. Роль грибов в разложении растительной массы на лугах. (414). — В. Н. Лизнев и В. М. Бурдасов. О полэмбрионии у яблони. (С 5 рис.). (416). — А. Г. Сидорский, Э. А. Сидорская, Т. П. Аleshina и Г. Н. Угланова. Ферментативная активность листьев раздельно-полых растений. (422). — В. Н. Ухачева. Ирисовые степи Восточного Памира. (С 2 рис.). (428). — Н. Н. Благовещенская. О биологическом значении пигментов цветка. (434). — П. В. Первухина. К вопросу о биологическом значении пигментов цветка. (435). — Т. П. Ефимова, В. В. Сентемов и А. В. Сентемова. Новые для Удмуртии виды растений. (438).	441
КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ	441
О. А. Семяхатова, О. В. С. Хит. Физиологические аспекты фотосинтеза. 1969. (441). — В. В. Мазинг и Х. Х. Трасс. В. Д. Александрова. Классификация растительности. Обзор принципов классификации и классификационных систем в разных геоботанических школах. 1969. (446). — Т. А. Работнов. Биоконплексные исследования в Казахстане. Часть первая. Растительные сообщества и животное население степей и пустынь Центрального Казахстана. Отв. ред. Л. В. Арнольди и А. А. Юнатов. 1969; Часть вторая. Биоконплексная характеристика основных ценозообразователей растительного покрова Центрального Казахстана. Отв. ред. А. А. Юнатов и Е. М. Лавренко, 1969. (449). — Н. А. Францкевич. Р. Парсон. Природа предъявляет счет (охрана природных ресурсов США). 1969. (452).	455
ХРОНИКА	455
Т. В. Герасименко. О работе группы «Телма» Советского национального комитета по Международной биологической программе. (455).	